

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVIII

1

ЯНВАРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА

1963

ЛЕНИНГРАД

С 19 по 25 ноября 1962 г. состоялся Пленум Центрального Комитета Коммунистической партии Советского Союза, посвященный вопросу о развитии экономики СССР и о партийном руководстве народным хозяйством.

В докладе первого секретаря ЦК КПСС Н. С. Хрущева, посвященном этому вопросу, большое внимание уделено развитию сельскохозяйственной науки, увеличению производства сельскохозяйственных продуктов. В докладе очерчен тот круг вопросов науки, который непосредственно связан с практикой, с влиянием науки на рост производства продуктов и повышение материального благосостояния народа. Это прежде всего — хорошо поставленное семеноводство по зонам страны, высокий уровень селекции, развитие гибридизации в растениеводстве.

В успешной разработке этих насущных задач растениеводческой науки большую помощь растениеводам должны оказать ботаники. Разработка теоретических основ селекции растений, теории гибридизации, усиленное изучение ростовых веществ и гербицидов, изучение выносливости растений в неблагоприятных условиях природной среды, разработка вопросов акклиматизации и интродукции растений — это те разделы ботанической и сельскохозяйственной науки, в которых совместная работа ботаников и растениеводов будет в наибольшей мере способствовать осуществлению важнейших решений партии и продвижению нашей страны на пути к коммунизму.

В № 4 «Ботанического журнала» 1962 г. Редакция поместила статью «Ботанику — на службу строительства коммунизма», в которой намечены ближайшие задачи, стоящие перед ботаниками Советского Союза в связи с решениями партии и правительства. В следующих номерах журнала началась публикация статей по вопросу о внедрении достижений ботанической науки в сельскохозяйственное производство, в частности по растениеводческому освоению Севера, по рациональному использованию природных растительных ресурсов и другие.

Редакция обращается к читателям журнала с просьбой присылать соответствующие материалы для публикации, в целях широкого освещения результатов исследований, имеющих народнохозяйственное значение.

Р е д а к ц и я.

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОРГАН ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО
ОБЩЕСТВА

ТОМ XLVIII

ВЫПУСКИ 1—6



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК С С С Р

МОСКВА 1963 ЛЕНИНГРАД

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Чл.-корр. АН СССР *А. А. Авакян, Н. А. Аврорин*, акад. ВАСХНИЛ и акад. АН УССР *П. А. Власюк, П. А. Генкель* (зам. главного редактора), *Л. В. Кудряшов, М. В. Кultiassov*, чл.-корр. АН СССР *В. Ф. Купревич* (главный редактор), *С. С. Проzorov, В. И. Разумов, К. А. Соболевская, А. А. Шахов*, чл.-корр. АН СССР *Б. К. Шишкин, М. С. Яковлев* (зам. главного редактора)

EDITORIAL BOARD

A. A. Avakyan, N. A. Avrorin, P. A. Henckel (Associate Editor), *L. V. Kudryashov, M. V. Kultiasov, V. F. Kuprevicz* (Editor-in-Chief), *S. S. Prozorov, V. I. Razumov, K. A. Sobolevskaya, A. A. Shakhov, B. K. Schischkin, P. A. Vlasiuk, M. S. Yakovlev* (Associate Editor)

А. В. Белов

К ГЕОГРАФИИ ТЕМНОХВОЙНОЙ ТАЙГИ АНГАРО-ЛЕНСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

С 2 рисунками

(Получено 20 V 1962)

Освоение таежных районов Сибири, приобретающее сейчас большое экономическое значение, предопределяет необходимость дальнейшего изучения их природных условий. В 1960 г. Институтом географии Сибири и Дальнего Востока СО АН СССР была организована комплексная экспедиция по исследованию южной тайги Средней Сибири, где, в связи с сооружением Братской ГЭС и развитием промышленности, изучение природных условий, в том числе и растительного покрова, приобретает особую актуальность.

Автор в составе маршрутного ландшафтоведческого отряда занимался изучением и картографированием растительности на Ангаро-Ленском междуречье. Настоящая статья основана на материалах полевых исследований автора и на литературных данных.

Темнохвойной тайге, ее роли в сложении растительного покрова юга Средне-Сибирского плоскогорья уже уделялось внимание различными исследователями этой территории. Однако работ, посвященных специально этому вопросу, нет, и собранные нами сведения дополняют представления по географии южной тайги Средней Сибири.

Ниже мы касаемся только части Ангаро-Ленского междуречья к северу от 56° с. ш. (рис. 1). С запада район ограничивается средним течением Ангары; на востоке граница проходит по Лене до Усть-Кута, а затем по линии Усть-Кут—хр. Анадекан. На севере район исследований захватывает несколько севернее пироты с. Кеуль (на р. Ангаре).

Это — полого-холмистое возвышенное плато, расчлененное долинами рек. Абсолютные высоты колеблются от 400 до 600 м; при продвижении к юго-востоку они увеличиваются до 800—900 м. Незначительные осложнения в рельефе на севере района вносят траптовые останцы, носящие названия «хребтов» (Анадекан, Каркарун и др.); их абсолютные высоты 800—900 м.

Климат района характеризуется высокой степенью континентальности. По Б. П. Алисову (1956) он относится к юго-западной подобласти Восточно-Сибирской континентальной лесной области. Одной из важных климатических особенностей нашего участка является наличие температурной инверсии (Вознесенский и Шостакович, 1913; Шостакович, 1931; Галахов, 1955а, 1955б): на водоразделах климатические условия мягче, чем в депрессиях.

Многолетняя мерзлота имеет островное распространение и встречается только в понижениях, где она залегает на глубине от 0.8 до 3.5 м. Сезонное промерзание почвы выражено повсеместно и достигает глубины 2—2.5 м.

Лесная растительность на Ангаро-Ленском междуречье, где в прошлом доминировали темнохвойные леса, представляет сейчас сложное сочетание ассоциаций темнохвойной, светлохвойной и мелколиственной тайги, что в первую очередь обязано пожарам, сильно нарушающим естественное распределение пород по территории. Основу растительного покрова

в настоящее время составляют светлохвойные леса из сосны *Pinus sylvestris* L. и лиственницы *Larix sibirica* Ldb., на долю которых приходится более 50% всей площади, покрытой лесом. Сосна и лиственница образуют как смешанные, так и чистые древостои, причем первая господствует на песках и на сухих, более теплых суглинках, в то время как вторая зани-

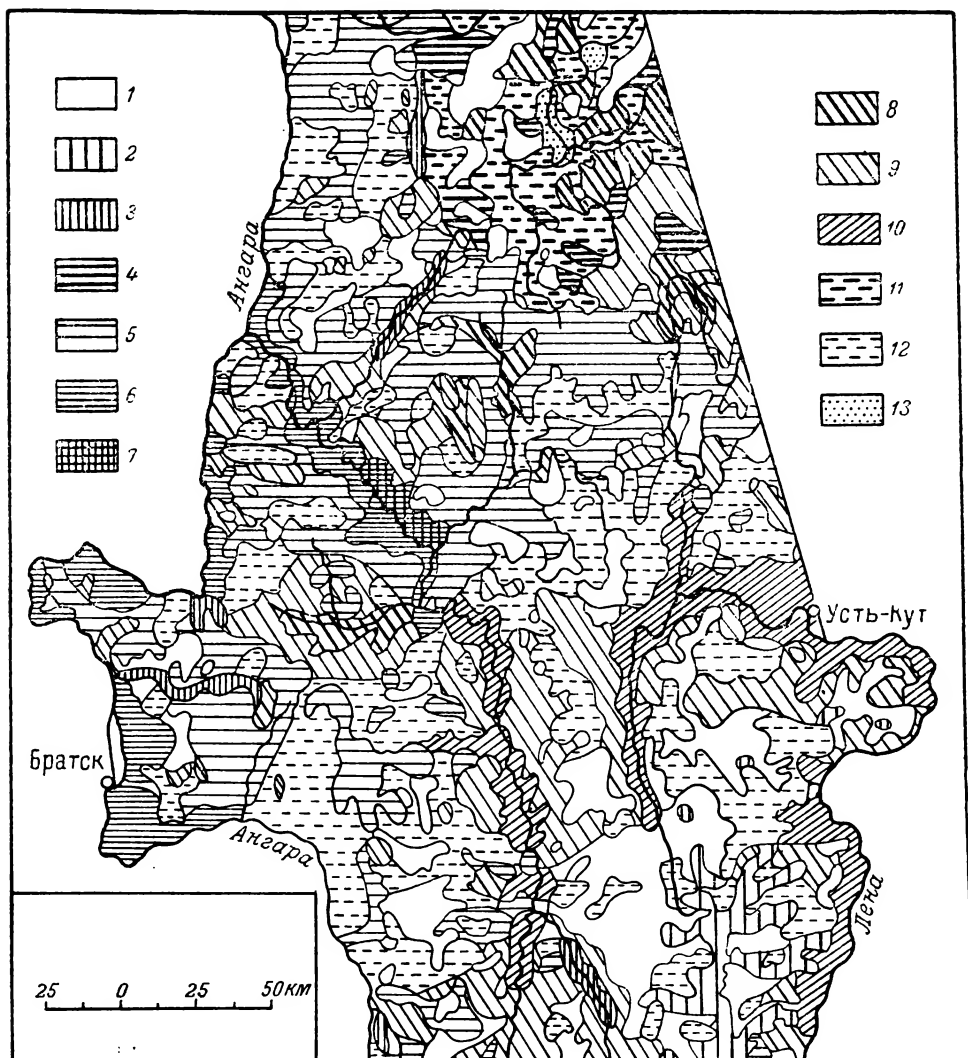


Рис. 1. Карта растительности северной части Ангаро-Ленского междуречья.

1 — кедрово-пихтовые кустарничково-зеленомошные с таежным мелкотравьем леса; 2 — пихтово-кедровые кустарничково-зеленомошные с таежным мелкотравьем леса; 3 — еловые мелкотравно-зеленомошные леса; 4 — сосновые и лиственнично-сосновые кустарничково-зеленомошные леса; 5 — сосновые и лиственнично-сосновые травяно-зеленомошные леса; 6 — сосновые травяные леса; 7 — сосновые толокнянково-брусничные леса; 8 — лиственничные и сосново-лиственничные кустарничково-зеленомошные леса; 9 — лиственничные и сосново-лиственничные травяно-зеленомошные леса; 10 — лиственничные травяные леса; 11 — осиново-березовые кустарничково-зеленомошные леса; 12 — осиново-березовые травяно-зеленомошные леса; 13 — кустарничково-сфагновые и сфагновые болота.

мает господствующее положение на холодных суглинистых почвах с повышенной влажностью. Сосна, преобладающая в Приангарье, по мере продвижения на восток, к Лене, постепенно сдает свои позиции и уходит на склоны южной экспозиции, замещаясь на остальных местоположениях лиственницей.

Изобонитета IV для сосны ограничивает район с севера, а изобонитета III пересекает район в широтном направлении почти по середине (Цепляев, 1961). На разных типах местообитаний светлохвойная тайга представлена различными группами ассоциаций: кустарниковыми, кустарничковыми, травяными, моховыми и т. д. На водоразделах и склонах на суглинистых почвах преобладают травяные и мохово-травяные сообщества, которые на севере района постепенно замещаются кустарничково-моховыми.

Большие площади заняты мелколиственными лесами из березы *Betula verrucosa* Ehrh. и осины *Populus tremula* L. — около 30%. Они встречаются повсеместно — в долинах, на водоразделах и на склонах. Преобладают травяно-зеленомошные и кустарничково-зеленомошные группы ассоциаций. Видовой состав травостоя и мохового покрова березняков и осинников имеет много общего со светлохвойными лесами.

Темнохвойная тайга, образованная тремя породами: пихтой *Abies sibirica* Ldb., кедром *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr. и елью *Picea obovata* Ldb., занимает в настоящее время незначительные площади — всего 10—15%. Древостой обычно составлен двумя, а иногда и тремя породами. Чистые насаждения из одной породы встречаются редко, в строго определенных условиях местообитания.

Наиболее распространенной из темнохвойных пород является пихта. Требовательная к плодородию почв, плохо выдерживающая переувлажнение и мерзлотность грунтов, она тяготеет преимущественно к незаболоченным водоразделам и склонам. Здесь она совместно с кедром образует смешанные кедрово-пихтовые насаждения.

В качестве примеси в древостое постоянно присутствуют ель и лиственница. Последняя обычно образует первый разреженный полог и имеет больший возраст. Древостой характеризуется большой сомкнутостью (0.7—0.8).

Возобновление под материнским пологом удовлетворительное. В подросте преобладает пихта, много кедра, ели меньше. Возобновление лиственницы отсутствует совершенно.

Подлесок обычно негустой — сомкнутость 0.1—0.2. Состоит он из ольховника *Alnus fruticosus* Rupr., шиповника *Rosa acicularis* Lidl., рябины *Sorbus sibirica* Hedl. и жимолости *Lonicera coerulea* L.

Травяно-кустарничковый ярус при ненарушенном древостое в видовом отношении беден и однообразен. Основу его составляют: кустарнички — *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L.; таежное мелкотравье — *Linnaea borealis* L., *Mitella nuda* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F. Schmidt, *Geranium albiflorum* Ldb., *Phegopteris dryopteris* (L.) Fee, *Oxalis acetosella* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Viola uniflora* L., *Carex globularis* L. и др.; из злаков — *Calamagrostis obtusata* Trin. На севере района из покрова выпадают *Oxalis acetosella* и *Goodyera repens* (L.) R. Br.

Моховой покров сплошной, хорошо развитый. Состоит из обычных зеленых мхов: *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt., *Hylocomium proliferum* (L.) Lindb., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Dicranum undulatum* Br., Sch. et Gmb. и *Polytrichum commune* Hedw.

В отдельных случаях в древостоях возможно временное преобладание кедра. Это имеет место, когда в результате низового пожара или грибкового заболевания пихта выпадает из древостоя. Подобные ассоциации описаны С. С. Ганешиним (1912), А. Е. Криштофовичем (1913), Я. Я. Васильевым (1933) и встречались нами в районе Илимской конторы (верховья р. Катанги). Сюда же можно отнести участки кедрово-пихтовой тайги, где пихта выбрана для постройки зимовий, что часто практикуется в орехово-промысловых и охотничьих зонах. В отдельных случаях мы можем иметь дело с возрастной сменой, так как в сравнении с кедром пихта менее долговечна, что имеет место во всей области совместного произрастания этих древесных пород в Сибири. Временное осветление вызывает

некоторое усиление травяно-кустарничкового яруса. Это проявляется обычно в разрастании мелкотравья и черники; число видов в покрове при этом не возрастает. Образовавшаяся в таких случаях пихтово-кедровая тайга есть явление временное, о чем свидетельствует обильный подрост пихты в подобных насаждениях.

Кедр является породой с более широкой экологической амплитудой. Он менее требователен к плодородию почв, лучше приспособлен к грунтам с многолетней мерзлотой, обладает способностью образовывать поверхностную корневую систему. Однако древостои с преобладанием кедра занимают в районе небольшие площади. Наиболее распространенной является пихтово-кедровая тайга, занимающая участки, имеющие абсолютную высоту более 600—700 м. По своему облику она сходна с кедрово-пихтовой тайгой, расположенной на более низких уровнях; близок и видовой состав подлеска, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов.

Участки кедровой тайги встречаются крайне редко, в строго определенных условиях некоторых местообитаний: они приурочены либо к сухим каменистым гривам, либо к окраинам болот; отдельные участки встречаются на плоских, плохо дренированных водоразделах.

На сухих каменистых гривах кедр развивается довольно хорошо. Бонитет древостоя IV. Нами такая тайга была встречена на хр. Анадекан и в ряде других мест.

Сомкнутость древесного яруса обычно невелика (0.4—0.5). В качестве постоянной примеси присутствует в южных районах (Братский р-н) сосна, а на севере (р. Зелинда, верховья р. Катанги) лиственница. Возобновление кедра удовлетворительное.

Травостой очень редкий — проективное покрытие 5—10%. В нем представлены отдельные виды таежного мелкотравья — *Linnaea borealis*, *Majanthemum bifolium*, *Trientalis europaea* L. и др.

Моховой покров развит неравномерно, пятнами. Состоит из обычных зеленых мхов: *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium proliferum*. В северных районах моховой ярус развит лучше.

Вокруг болот узкой полосой, образуя низкобонитетное насаждение (бонитет V—Va), встречается сфагновый кедровник. Сомкнутость 0.2—0.3. В этих условиях близкого залегания вечной мерзлоты кедр выживает только благодаря способности развивать поверхностную корневую систему. Возобновление здесь обычно угнетено. Травяно-кустарничковый ярус представлен в основном болотными кустарничками: *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* L., *Ledum palustre* L., *Cassandra calyculata* (L.) D. Don. Моховой покров долгомошно-сфагновый.

В отдельных случаях кедровники развиваются на плохо дренированных местообитаниях, например в незначительных понижениях на плоских водоразделах. Кедр IV бонитета; возобновление угнетено. Подлесок развит слабо: встречаются отдельные кустики *Rosa acicularis* и *Sorbus sibirica*. Травостой редкий, преобладают кустарнички *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*. Моховой покров развит хорошо; он образован, в основном, *Polytrichum commune*.

Все три описанные сообщества имеют ограниченное распространение.

Теперь обратимся к рассмотрению сообществ, в древостоях которых господство принадлежит ели. В кедрово-пихтовых и пихтово-кедровых лесах, занимающих дренированные водоразделы и склоны, ель участвует только в качестве примеси.

При движении вниз по склону к реке в древостое постепенно увеличивается количество ели. На нижних частях склонов, на хорошо дренированных, богатых почвах мы уже встречаем пихтово-еловую тайгу. Ель здесь уже занимает господствующее положение и совместно с пихтой образует хорошо развитые древостои с большой сомкну-

тостью (0.6—0.7). Бонитет ели III, обычно примесь кедр. Возобновление вполне удовлетворительное, в нем преобладают ель и пихта.

Подлесок редкий, — сомкнутость 0.1—0.2, — *Rosa acicularis*, *Spiraea media* Schmidt, *Lonicera coerulea*.

Травяно-кустарничковый ярус развит хорошо; его видовой состав более разнообразен. Кроме обычного таежного мелкотравья, большую роль играют *Thalictrum flavum* L., *Aconitum excelsum* Rchb., *Delphinium elatum* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Equisetum pratense* Ehrh., *E. scirpoides* Michx. и др. Моховой покров состоит из *Hylocomium proliferum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Pleurozium schreberi*.

В самих же долинах, особенно при наличии вечной мерзлоты, пихта из древостоя выпадает. В таких местах образуются кедрово-еловые насаждения с высокой сомкнутостью (0.7—0.8), ель IV бонитета. Возобновление несколько угнетено, но при осветлении быстро оправляется. Подлесок редкий — отдельные экземпляры *Rosa acicularis*, *Lonicera coerulea*, *Ribes nigrum* L. В травяно-кустарничковом ярусе обычное таежное мелкотравье: *Linnaea borealis*, *Equisetum scirpoides* Michx., *Mitella nuda* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Aconitum excelsum*, *Delphinium elatum*.

На пологих заболоченных склонах, широко распространенных в северных районах, особенно в верховьях р. Катанги, большое распространение имеет осоково-сфагново-зеленомошная лиственнично-кедрово-еловая тайга.

Древостой сильно разреженный, сомкнутость 0.3—0.4. Состав 7Е2К1Л. Лиственница и кедр образуют разреженный первый полог (средняя высота 15—16 м). У ели угнетенный вид; она образует второй полог — средняя высота 7—10 м, только отдельные экземпляры выходят в первый полог.

Возобновление угнетено. Преобладают ель и кедр. Встречаются отдельные пихточки, достигающие высоты 0.5—1 м, но из подроста пихта не выходит.

Подлесок практически отсутствует — имеются отдельные экземпляры *Rosa acicularis*. Травяно-кустарничковый ярус очень беден: преобладает осока *Carex globularis*, кроме нее куртинки *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*. Зато моховой покров развит пышно. Основу его составляют *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi*. В понижениях — куртины сфагнумов.

Низкие заболоченные террасы заняты лиственнично-еловым лесом (8Е2Л). Сомкнутость древостоя варьирует от 0.3 до 0.6. Бонитет ели V. Возобновление единичное, угнетенное; состоит из ели и кедр. Подрост лиственницы приурочен к осветленным местам.

Подлесок развит хорошо, сомкнутость достигает 0.7; образован *Betula exilis* Sukacz., *Rosa acicularis*, *Salix* sp.

В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Cassandra calyculata*, много *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum* L., *Ledum palustre* L., *Carex globularis*, *Equisetum pratense*.

Моховой покров зеленомошно-сфагновый. Из зеленых мхов преобладает *Hylocomium proliferum*. *Pleurozium schreberi*, *Dicranum undulatum* и *Polytrichum commune* занимают незначительные участки. Много сфагновых мхов.

В разработанных долинах рек, по высоким дренированным поймам узкой полосой тянутся еловые и лиственнично-еловые зеленомошные ассоциации с таежным мелкотравьем. Большую роль в сложении древостоя на некоторых участках играет кедр, есть примесь пихты. Благодаря хорошему гидротермическому режиму почв, здесь развиваются сомкнутые, высокобонитетные древостои. Бонитет ели III. Сомкнутость 0.6—0.8. Возобновление хорошее, — преимущественно ель и кедр. Есть пихта и лиственница. Подлесок развит нерав-

номерно. На отдельных участках он редкий, на других густой, разнообразный. В его сложении участвуют *Rosa acicularis*, *Lonicera coerulea*, *Ribes nigrum* L., *Spiraea media*, *Sp. salicifolia* L., *Sorbus sibirica*, виды *Salix*.

В травостое, кроме обычного таежного мелкотравья, встречаются *Thalictrum simplex* L., *Aconitum excelsum*, *Delphinium elatum*. Проектное покрытие на отдельных участках достигает 60—70%.

Моховой покров развит повсеместно и состоит из обычных зеленых мхов — *Hylocomium proliferum* и *Pleurozium schreberi*. Кроме них обычные *Ptilium crista-castrensis* и *Rhytidiadelphus triquetrus* [Hedw.] Warnst.

Ельники, помимо описанных выше, встречаются в поймах небольших ручьев. Эти, так называемые приручейные ельники, отличающиеся низким бонитетом ели (Va), тянутся узкой полосой вдоль водотоков и резко выделяются своим обликом среди окружающих группировок. Для нижних ярусов характерно развитие мохового покрова, тогда как травостой из таежного мелкотравья очень разрежен.

Таковы наиболее распространенные группы ассоциаций темной тайги в исследованном районе. Распределение некоторых из них хорошо можно проследить на схематическом профиле (рис. 2), проведенном через р. Катангу (около Илимской конторы).

Основной особенностью темной тайги, которая сразу обращает на себя внимание, является полидоминантность ее дре-

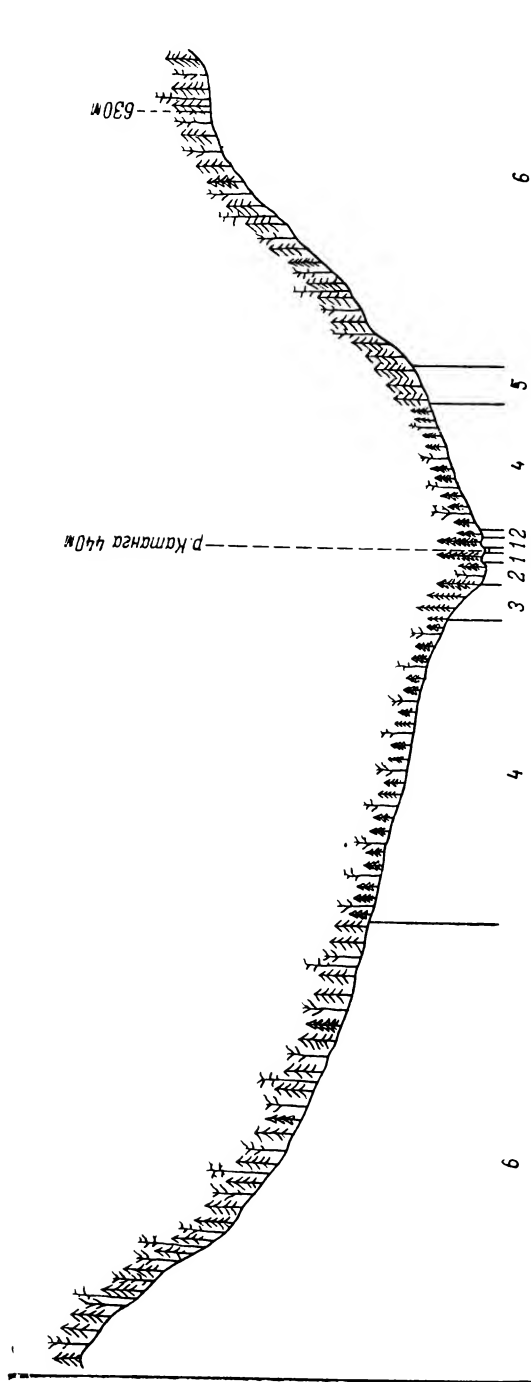


Рис. 2. Схематический профиль долины через Катангу. Масштабы: вертикальный 1 : 4000, горизонтальный 1 : 50 000. Ассоциация 1 — лиственнично-еловая зеленомошная с таежным мелкотравьем; 2 — лиственнично-еловая осоково-сфагново-зеленомошная; 3 — еловая травяно-зеленомошная; 4 — лиственнично-кедрово-еловая осоково-сфагново-зеленомошная; 5 — лиственнично-елово-кедрово-пихтовая кустарничково-зеленомошная с таежным мелкотравьем; 6 — лиственнично-елово-кедрово-пихтовая кустарничково-зеленомошная с таежным мелкотравьем.

востоев, причем это не всегда временное явление развития или восстановления, — на устойчивость полидоминантности темной тайги в определенных условиях указывали В. Б. Сочава (1930, 1956) и А. И. Толмачев (1954).

Наиболее широко распространенной является кедрово-пихтовая тайга, которая встречается на местообитаниях разных типов. Как уже упоминалось, она занимает не только водоразделы, но и склоны, сложенные самыми разнообразными породами: красноцветными отложениями водоразделов Илама—Лены (Васильев, 1953), траппами в Братском районе и бескарбонатными породами междуречья Ангары и верховий Катанги. Для южных районов аналогичные данные приводились С. С. Ганешиным (1912); по смежным территориям имеются также указания в работах А. Н. Криштофовича (1910, 1913), В. П. Дробова (1910), Г. А. Боровикова (1913) и Л. В. Попова (1961).

Поражает однообразие кедрово-пихтовой тайги. Она не только слабо реагирует на смену подстилающих пород или экспозицию склонов, но и почти не изменяется при продвижении с юга на север: выпадают лишь отдельные второстепенные виды из состава травостоя. Подобное сходство растительных ассоциаций на разных местообитаниях можно объяснить тем, что темнохвойные породы являются мощным эдификатором, создающим, при ненарушенном древостое, под своим пологом особые, свойственные им условия. Сильное затенение почвы понижает степень ее прогреваемости, замедляет таяние сезонной мерзлоты. Влажные и холодные почвы способствуют развитию мощного мохового покрова из зеленых мхов, а в травяно-кустарничковом ярусе выработался ограниченный набор видов, способных развиваться нормально в таких условиях.

При продвижении от Ангары на юго-восток в древостоях наблюдается усиление позиций кедра. Это отмечалось Н. И. Кузнецовым (1911) и Я. Я. Васильевым (1933). Подобное явление нами было отмечено при работе на Верхотенской возвышенности, в районе пос. Жигалово. Васильев связывает это с увеличением суровости климата, а В. Б. Сочава (1956) — с проявлением вертикальной зональности.

Как уже говорилось выше, на юго-востоке нашего района происходит увеличение высот до 800—900 м. Естественно, что это должно найти свое выражение в вертикальной дифференциации растительности. Усиление позиций кедра, а не другой породы, связано, по-видимому, с более высокой влажностью воздуха на таких возвышенных участках.

Из рассмотренных выше примеров видно, что ель на юге Средней Сибири в кедрово-пихтовых и пихтово-кедровых сообществах, занимающих дренированные водоразделы и склоны, участвует только в качестве примеси, в то время как в европейской части СССР она является господствующей породой на водоразделах. На Ангаро-Ленском междуречье чистые ельники и смешанные древостои с преобладанием ели приурочены, как правило, к долинам больших и малых рек, ручьев, к нижним частям склонов и низким, плохо дренированным террасам. Это можно объяснить тем, что сибирская ель — порода менее теневыносливая, чем пихта и даже кедр (Л. Попов, 1961). Поэтому на водоразделах и дренированных склонах, где пихта и кедр получают оптимальные условия для своего развития, ель, как порода конкурентно менее мощная, может существовать только в качестве примеси. На плохо дренированных грунтах она, как порода, хорошо выдерживающая переувлажнение грунтов, не встречает сильных конкурентов, что и позволяет ей развивать самостоятельные древостои.

Особенностью темнохвойной тайги на Ангаро-Ленском водоразделе является широко распространенная примесь лиственницы в древостоях. Здесь надо различать два случая:

1) примесь лиственницы в древостоях представляет собой временное явление, — это как бы последний отзвук предыдущих фаз восстановления поврежденной темнохвойной тайги; в таких случаях лиственница старше остальных пород и образует первый полог древостоя; подтверждением ее временности является отсутствие подроста под пологом темнохвойных пород из-за малой теневыносливости; сюда относится большинство ассо-

циаций кедрово-пихтовой и пихтово-кедровой тайги, занимающих дренированные местоположения;

2) присутствие лиственницы — явление постоянное; обычно оно имеет место на плохо дренированных грунтах, в долинах рек, где лиственница совместно с елью образует смешанные древостои; это приходилось часто наблюдать в верховьях р. Катанги, где пологие, плохо дренированные склоны и долины занимают большие площади; лиственница также наблюдалась в качестве постоянной примеси в кедровниках, развитых на сухих каменистых гривах (в бассейнах рек Капаевой и Поливы).

Обратимся к рассмотрению светлохвойных и мелколиственных лесов, занимающих на Ангаро-Ленском междуречье наибольшую площадь.

Сосна и лиственница, как уже упоминалось, образуют чистые и смешанные насаждения. Сомкнутость 0.6—0.7, бонитет III—IV.

Подлесок обычно развит хорошо. Наиболее часто встречаются *Alnus fruticosa* Rupr., *Spiraea media*, *Rosa acicularis*, *Lonicera coerulea*, *Rhododendron dahuricum* L.

Из видов, характерных для травяно-кустарничкового яруса, следует упомянуть *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus* L., *V. uliginosum*, *Ledum palustre*, *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.; из видов таежного мелкотравья и разнотравья — *Pulsatilla patens* (L.) Mill., *Iris ruthenica* Ker-Gawl., *Carex pediformis* C. A. M., *Lathyrus humilis* Fisch., *Vicia venosa* (Willd.) Maxim., *Aquilegia sibirica* Lam., *Vicia cracca* L., *Geranium pseudosibiricum* J. Mey., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Limnas stelleri* Trin., *Saussurea propinqua* Iljin, *Senecio campester* (Retz.) DC., *Trifolium lupinaster* L., *Cypripedium guttatum* Sw., *Rubus saxatilis* L. и др.

Покров из зеленых мхов развит неравномерно: в северных районах роль его увеличивается и там преобладают травяно-зеленомошные и кустарничково-зеленомошные сосняки и лиственничники; на юге, в районе Братска, в травяных сосняках моховой покров совершенно не развит; отсутствует он и в некоторых лиственничниках Приленья (Васильев, 1933).

Отличительной особенностью светлохвойных лесов исследуемого района является почти повсеместное участие в них темнохвойных пород. Чаще всего они встречаются в виде подроста, состоящего из кедра, ели и пихты. В большинстве своем это жизнеспособные, хорошо развитые экземпляры. Высота их колеблется от 0.2 до 3—4 м. Количество их варьирует: местами они образуют сплошной полог, в других ассоциациях они представлены отдельными экземплярами. При этом надо отметить, что чаще других и обильнее в подросте встречается кедр.

Большие площади в районе заняты светлохвойными лесами, в которых участие темнохвойных пород не ограничивается подростом, они образуют вторые пологи в древостое, во многих же случаях входят в состав первых пологов. В таких ассоциациях подрост сосны и лиственницы отсутствует, а если и встречается, то в очень угнетенном состоянии.

С увеличением роли темнохвойных пород в сосняках и лиственничниках хорошо заметен процесс обеднения травостоя за счет выпадения видов разнотравья. Постепенно остается чистое таежное мелкотравье, представители которого упоминались при описании группировок темнохвойной тайги.

Примеров смены светлохвойных лесов темнохвойными много: они наблюдались по всему маршруту от с. Кеуль (Ангара) до Кирьяновской конторы (Катанга), в верховьях р. Катанги, в районе с. Зятя (Илим), в районе Ждановской сопки и в других местах. Это же отмечалось В. А. Ряшиным для района Братска—Заярска. Аналогичные данные для более южных районов приводились С. Е. Кучеровской-Рожанец (1912), С. С. Ганешиным (1912), Я. Я. Васильевым (1933).

Темнохвойные породы и их подрост отсутствуют только в травяных сосняках Приангарья и в травяных лиственничниках Приленья (Ганешин,

1912; Васильев, 1933). Не встречались они нам и в толокнянково-брусничных сосняках на песчаных отложениях в Нижне-Илимской котловине.

Наличие темнохвойных пород в светлохвойной тайге заставляет задумываться над генезисом этих лесов и, несмотря на их широкое распространение, подтверждает ранее высказанные сомнения в их первичности.

Светлохвойные леса на нашей территории можно подразделить на коренные и производные. Производные, в свою очередь, — на кратковременнопроизводные и длительнопроизводные. К кратковременнопроизводным относятся все светлохвойные леса с участием темнохвойных пород, которые при отсутствии пожаров быстро вытесняют менее теневыносливые светлохвойные породы, а тем самым восстанавливается ранее существовавшая темнохвойная тайга. Нами были встречены ассоциации, представляющие все стадии такого восстановительного процесса.

Однако систематически повторяющиеся сильные нарушения растительного покрова и среды его обитания могут привести к необратимости процесса. Периодические низовые пожары, уничтожая подрост темнохвойных пород, уменьшая запасы холода в почвах и постоянно иссушая их, закрепляют позиции светлохвойных деревьев, примером чего могут служить травяные сосняки и лиственничники на суглинках вдоль Ангары и Лены. Для таких ассоциаций прежде всего характерно наличие богатого травяного покрова. Моховой покров отсутствует совсем или развит очень слабо. Темнохвойные породы в таких сообществах отсутствуют. Здесь мы уже имеем дело с длительнопроизводными ассоциациями.

Что касается коренных сосняков, то они занимают незначительную площадь. Это прежде всего песчаные террасы рр. Ангары и Илима, а также крутые склоны южных экспозиций, особенно по Лене.

Мелколиственные леса из березы и осины, широко распространенные на Ангаро-Ленском междуречье, можно полностью отнести к группе кратковременнопроизводных ассоциаций, так как возникают они всегда на гарях и вырубках и очень быстро сменяются либо светлохвойными группировками, либо непосредственно темнохвойной тайгой. Коренных или даже длительнопроизводных ассоциаций из березы или осины нет.

Расширение площадей, занятых светлохвойными и мелколиственными лесами, за счет темнохвойной тайги обязано главным образом пожарам, следы которых разной давности (обгоревшие стволы и пни, угольки в почве и пр.) распространены повсеместно.

Катастрофическое влияние пожаров на развитие растительности отмечали все исследователи, работавшие на этой или соседних с ней территориях (Дробов, 1910; Криштофович, 1910, 1913; Кузнецов, 1911; Кучеровская-Рожанец, 1912; Боровиков, 1913; Васильев, 1933; М. Попов, 1953; Л. Попов, 1961, и др.). Особенно сильное распространение пожары получили в последние три столетия.

Илимск, основанный в 1630 г., приобрел в то время значение центра особого воеводства, играя тогда большую роль, чем Иркутск. В 1631 г. были сооружены Братский и Усть-Кутский остроги, через Ангаро-Ленское междуречье проходила южная система путей (три волока) колонизации Сибири (Покшишевский, 1951). «Заселение среднего течения Илима и Ангары образовало уже в XVII веке довольно густые цепочки сел. Спафарий в своем дневнике на отрезке от Братска до современного Заярска (80 км) отметил 13 деревень или заимок; большинство их совпадает с существующими и сейчас селами» (Покшишевский, 1951). Все это способствовало возникновению лесных пожаров, которые повторялись неоднократно в течение длительного периода.

Пожары уничтожали на больших территориях древостой. Из темнохвойных пород в первую очередь страдали ель и пихта, имеющие тонкую кору и поверхностную корневую систему. Очень плохо переносит пожары и кедр. Лиственница и сосна, благодаря толстой коре, более устойчивы против пожаров.

После пожаров могут создаться условия, когда темнохвойные породы полностью выпадают из древостоя и остаются только сосна и лиственница, если таковые были в примеси; периодически повторяющиеся низовые пожары в лесах уничтожали подрост темнохвойных пород.

Особенно сильно пожары влияют на травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы. Это проявляется не только в прямом их уничтожении или частичном повреждении, но и в создании иных условий для их развития в результате изреживания древостоя, изменения режима почвообразования, понижения уровня вечной мерзлоты и других преобразований экологической среды.

Как уже говорилось выше, темнохвойные породы являются очень сильным эдификатором, в силу чего их насаждения характеризуются строго ограниченным набором видов и хорошим развитием мохового покрова. Все это как бы затушевывает различия между местообитаниями. При уничтожении же темнохвойной тайги создаются условия, более благоприятные для проявления этих различий, и на месте однообразной темнохвойной тайги развиваются разнообразные по структуре растительные группировки.

Уничтожение мохового покрова и лесной подстилки сильно изменяет гидротермический режим почвы. Лесная подстилка задерживает количество воды, равное 100—150% ее сухого веса (Тыртиков, 1956). В результате сильно сокращается поверхностный сток воды: на участках, где растительность не нарушена, он составляет менее 3% (Китредж, 1951). Моховой покров и влажная лесная подстилка препятствуют прогреванию почв и при наличии сезонной, а в отдельных местах и вечной мерзлоты, способствуют ее сохранению. Нарушение мохового покрова приводит к хорошему прогреванию почв, а тем самым и к ускорению оттаивания сезонной мерзлоты и понижению уровня вечной мерзлоты (Сумгин, 1937; Тумель, 1939; Тыртиков, 1956, и др.). Систематическое прогревание и обсыхание грунтов после пожаров уменьшает запас холода в них.

Все это приводит к тому, что на месте хорошо развитого мохового покрова, состоящего из обычных зеленых мхов, вырастает обильное разнотравье, которое при продвижении на север постепенно замещается кустарничками, в основном голубикой. Однако следует заметить, что постоянно повторяющиеся низовые пожары сами в свою очередь приводят к затушевыванию различий между местообитаниями, так как вырабатывается комплекс трав, устойчивых против постоянных низовых пожаров.

Восстановление темнохвойной тайги представляет собой длительный процесс. Как правило, оно проходит через ряд стадий различной продолжительности. Это зависит главным образом от степени нарушенности коренной группировки.

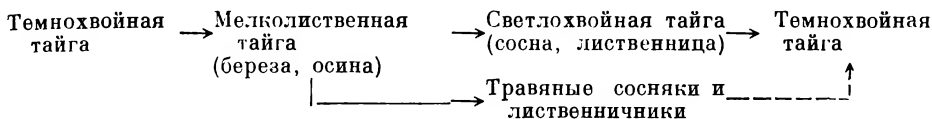
Освободившаяся территория захватывается, прежде всего, мелколиственными породами — березой и осиной. Часто в качестве примеси в древостое можно встретить сосну и лиственницу. Постепенно под их пологом появляется подрост темнохвойных пород. По мере развития насаждения береза и осина выпадают из древостоя. Лиственница и сосна, которые были в примеси, выходят в первый полог.

Из темнохвойных в первую очередь появляются ель и кедр, далее пихта. Постепенно темнохвойные выходят во второй и первый пологи древостоя; сосна и лиственница еще долго держатся в качестве примеси, но при отсутствии воздействий, нарушающих нормальное развитие древостоя, они выпадают, так как возобновление их отсутствует.

Однако периодические низовые пожары, вторгаясь в восстановительный процесс на той или иной стадии, сильно осложняют картину. Постоянные сильные нарушения приводят к необратимости процесса и отсутствию восстановления темнохвойных пород. Примером могут служить травяные сосняки и лиственничники, о которых говорилось выше. Я. Я. Васильев (1933) считал, что эти леса являются производными на месте темнохвойной

тайги. Л. Н. Тюлина (1962) ставит под сомнение их вторичность, мотивируя это отсутствием темнохвойного подроста. Нам кажется, что Васильев правильно подошел к решению вопроса. Освоение территории шло от рек и в первую очередь от Ангары и Лены, поэтому здесь леса подверглись влиянию человека в большей степени. Находясь в контакте с коренными сообществами сосны, они уже тогда могли находиться в состоянии неустойчивого равновесия. Пожары заставили темнохвойную тайгу отступить вглубь водораздела и закрепили позиции светлохвойных пород на этих территориях.

Итак, мы видим, что большинство светлохвойных лесов и мелколиственные леса представляют собой ту или иную стадию восстановления темнохвойной тайги. Схематически этот процесс можно выразить так:



По-видимому, темнохвойная тайга в исторически недавнее время, а именно до начала заселения Сибири русскими, занимала почти весь этот район. Такого же мнения придерживались А. Н. Криштофович (1910, 1913), С. С. Ганешин (1912), Я. Я. Васильев (1933). Светлохвойные породы занимали строго определенные местоположения. Сосна заселяла песчаные террасы Ангары и Илима, крутые склоны южных экспозиций по Лене. В качестве примеси она могла существовать на каменистых траптовых гривах. Что касается лиственницы, то она могла не только образовывать смешанные насаждения с сосной, но и примешиваться к темнохвойным породам на плохо дренированных местообитаниях. Отсюда обе породы сильно распространились благодаря постоянным пожарам. Почти повсеместное распространение в светлохвойных и мелколиственных лесах подроста из темнохвойных пород говорит о том, что природные условия района вполне подходят для их нормального развития, основным же сдерживающим этот процесс началом являются пожары.

Выводы

1. Темнохвойная тайга (пихта, кедр и ель) на Ангаро-Ленском междуречье обычно полидоминантна. Чистые насаждения из одной породы встречаются редко, в строго определенных условиях местообитания.

2. Характерным доминантом темнохвойной тайги на водоразделах и пологих склонах является пихта, где она в сочетании с кедром образует смешанные кедрово-пихтовые насаждения.

3. На участках выше 700—800 м над ур. м. наблюдается преобладание в древостоях кедра, что можно считать проявлением вертикальной поясности. В силу этого пихтово-кедровые группировки следует относить к особой группе ассоциаций.

4. Ель на водоразделах и дренированных склонах в насаждениях участвует только в качестве примеси. Древостой с преобладанием ели приурочены к долинам рек, ручьев, падей и к плохо дренированным склонам.

5. В недалеком прошлом темнохвойная тайга занимала почти все междуречье, сокращение занимаемой ею площади произошло под влиянием пожаров.

6. Светлохвойные и мелколиственные леса в большинстве случаев представляют собой кратковременнопроизводные ассоциации, образовавшиеся на месте темнохвойной тайги. Только травяные сосняки Приангарья и травяные лиственничники Приленья относятся к числу длительнопроизводных растительных группировок.

ЛИТЕРАТУРА

Алисов Б. П. (1956). Климат СССР. — Боровиков Г. А. (1913). Очерк растительности Западного Заангарья. Тр. почв.-бот. экспед. Переселенч. упр. по исслед. колониз. районов Аз. России в 1910 г., 2, 5. — Васильев Я. Я. (1933). Леса и лесовозобновление в районах Братска, Илимска и Усть-Кута. Тр. СОПС АН СССР, Сибирск. сер., 2. — Вознесенский А. В. и В. Б. Шостакович. (1913). Основные данные для изучения климата Восточной Сибири. — Галахов Н. Н. (1955а). Климат Среднего Приангарья и бассейна Верхней Лены. Тр. Инст. географ. АН СССР, 64. — Галахов Н. Н. (1955б). Микроклиматические наблюдения в районах Среднего Приангарья и бассейна Верхней Лены. Тр. Инст. географ. АН СССР, 64. — Ганешин С. С. (1912). Растительность Ангаро-Илимского края Иркутской губернии. Тр. поч.-бот. экспед. Переселенч. упр. по исслед. колониз. районов Аз. России в 1909 г., 1, 2. — Дробов В. П. (1910). Растительные формации Лено-Киренского края Верхоленского уезда Иркутской губернии. Тр. почв.-бот. экспед. Переселенч. упр. по исслед. колониз. районов Аз. России в 1909 г., 2, 1. — Китредж Дж. (1951). Влияние леса на климат, почвы и водный режим. — Криштофович А. Н. (1910). Ботанико-географические исследования в области Березового хребта и Балаганской степи в Иркутской губернии. Тр. почв.-бот. экспед. Переселенч. упр. по исслед. колониз. районов Аз. России в 1908 г., 2, 3. — Криштофович А. Н. (1913). Очерк растительности Око-Ангарского края Иркутской губернии. Тр. почв.-бот. экспед. Переселенч. упр. по исслед. колониз. районов Аз. России в 1910 г., 2, 3. — Крылов Г. В. (1961). Леса Западной Сибири. — Кузнецов Н. И. (1911). Растительность Лено-Киренского края. Предварит. отчет о бот. исслед. в Сибири и Туркестане в 1910 г. — Кучеровская-Рожаница С. Е. (1912). Растительность Ангаро-Ленского края близ Илимского тракта (Б. Мамыр-Усть-Кут). Предварит. отчет о бот. исслед. в Сибири и Туркестане в 1911 г. — Покшишевский В. В. (1951). Заселение Сибири (историко-географические очерки). — Попов Л. В. (1961). Леса междуречья Чуны-Вихорево. Тр. Вост.-Сиб. фил. СО АН СССР, сер. биол., 39. — Попов М. Г. (1953). О взаимоотношении леса (тайги) и степи в Средней Сибири. Бюлл. МОИП, Отд. биол., 58, 6. — Соцава В. Б. (1930). К фитоценологии темнохвойного леса, I. Журн. Русск. бот. общ., 1—2. — Соцава В. Б. (1956). Темнохвойные леса. В кн.: Растительный покров СССР, 1. — Сукачев В. Н. (1938). История растительности СССР во время плейстоцена. В сб.: Растительность СССР, 1. — Сумгин М. И. (1937). Вечная мерзлота почвы в пределах СССР. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Тумель В. Ф. (1939). О некоторых изменениях мерзлотного режима в связи с выгоранием растительных покровов. Тр. Комит. по вечн. мерзлоте, VIII. — Тыртиков А. Г. (1956). О влиянии растительности на многомерзлотную подпочву. Матер. к основам учения о мерзлых зонах земной коры, III. — Тюлина Л. Н. (1962). К вопросу о зональности и поясности сибирских светлых хвойных лесов, развитых на карбонатных породах. В кн.: Сибирский географический сборник, 1. — Цепляев В. П. (1961). Леса СССР (хозяйственная характеристика). — Шостакович В. Б. (1931). Климатический очерк Сибирского края. Естеств.-историч. условия сельскохозяйств. производства Сибири, 1.

Институт географии
Сибири и Дальнего Востока
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Иркутск.

A CONTRIBUTION TO THE GEOGRAPHY OF THE DARK-CONIFER TAIGA IN THE AREA BETWEEN THE RIVERS LENA AND ANGARA

By A. V. Belov

SUMMARY

The object of these studies was the vegetation of the area between the rivers Angara and Lena within the limits shown on the map (see fig. 1). It was shown that in the relatively recent past the dark-conifer taiga (i. e. the forests with the participation of *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* and *Picea obovata*) had occupied almost all this area; as the result of forest fires it was largely superseded by the plant associations of different type.

The characteristic dominant tree of the dark-conifer taiga on the watersheds is *Abies sibirica*, *Pinus sibirica* being a condominant species under these conditions.

At altitudes above 700—800 metres *Pinus sibirica* prevails in the stands. On the watersheds and well-drained slopes *Picea obovata* occurs only as on admixture; it dominates in the forests only in the valleys of rivers and streams, as well as on the poorly drained slopes.

The forests of *Pinus silvestris*, *Larix sibirica* and *Betula verrucosa* are mostly but temporary derivative associations occupying the place of the dark-conifer taiga for a short time. Similarly, *Pineta herbosa* and *Lariceta herbosa* were formed on the terraces along Angara previously occupied by the dark-conifer taiga and in the upper course of the Lena respectively; however, being subject to a more significant and long-lasting influence of man, the latter associations belong to the category of derivative associations persisting for a longer time.

С. А. Гудевич

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИНОЗЕМНЫХ ГРИБОВ В СВЯЗИ С ИНТРОДУКЦИЕЙ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

(Получено 8 I 1962)

Работа посвящена хозяйственно важной проблеме распространения грибов в связи с ввозом, акклиматизацией и культивированием в СССР древесных и кустарниковых пород иностранного происхождения.

В условиях Советского Союза специальным исследованием микрофлоры интродуцированных растений пока никто не занимался. Между тем необходимость такого рода исследований в настоящее время несомненна.

Это особенно важно в свете тех задач, которые ставятся в нашей стране в области зеленого строительства, когда на восстановление и расширение паркового, садового и лесного хозяйства отпускаются огромные средства, когда количество ввозимых иностранных хозяйственно ценных и декоративных видов растений с каждым годом все увеличивается.

Во всех зонах Советского Союза, по данным А. В. Гурского (1957), в условиях открытого грунта произрастает около 2000 видов древесных и кустарниковых пород, входящих в состав 350 родов. Из этого числа 166 видов падает на хвойные. Чтобы представить себе реальные масштабы интродукции достаточно сказать, что только среди хвойных 87% всех видов приходится на долю растений иностранного происхождения.

В недавно вышедшем 6-м томе издания «Деревья и кустарники СССР» (1962) подведен итог интродукции 2000 видов древесных и кустарниковых растений, завезенных в основном в последнее столетие в СССР из различных стран мира. В этой сводке указано, что из общего количества видов деревьев и кустарников СССР экзоты занимают 60%, а отечественные 40%. Наибольшее количество видов интродуцировано в СССР из Китая, Японии, Южн. и Сев. Кореи, Сев. Америки и довольно большой процент из Зап. Европы.

Что касается субтропического хозяйства нашей страны, то оно создано исключительно на основе интродукции иностранных растений, т. е. является результатом использования мировых растительных ресурсов.

Грибы обычно связаны со своими растениями-хозяевами и следуют за ними до границы их продвижения в условиях культуры. Н. А. Наумов (1950) утверждал, что всякая интродукция древесных и кустарниковых растений влечет за собой интродукцию соответствующих паразитов. А. А. Ячевский (1933) показал, как вместе с возделываемыми растениями переселялись и живущие на них паразиты и возбудители болезней и что это переселение грибов особенно усилилось с половины XIX ст. в связи с оживлением международных связей и облегчением перевозок. В. К. Неофитова (1951, 1958) приводит список патогенных грибов декоративных растений, завезенных с посевным и посадочным материалом в Мурманскую область, а также дает перечень грибов, перешедших с местных растений на интродуцированные. Растения эти завезены для акклиматизации в Мурманскую область в основном из более южных районов нашей страны.

Несмотря на то, что известны многочисленные факты интродукции грибов, происходящей параллельно с интродукцией растений, в отече-

венной литературе мы пока не можем назвать ни одного обобщения по данному вопросу. Таково положение, по-видимому, и в большинстве зарубежных стран. Еще Наумов неоднократно выражал сожаление по поводу того, что проблемой интродукции грибов, несмотря на ее большую актуальность, фактически никто не занимался. Э. Стекмен (1959) также подчеркивал, что изучение интродукции грибов, столь важное для международной защиты растений, поставлено крайне слабо.

В качестве примера такого рода исследований в табл. 1 приводятся некоторые данные, показывающие расселение грибов, в настоящее время встречающихся в Крыму, которое связано с распространением растений-хозяев по земному шару.

Как видно из этой таблицы, виды грибов, обнаруженные нами впервые в Крыму проделали весьма сложный путь через многие страны и континенты мира вместе со своими растениями-хозяевами. Этому расселению грибов способствовал человек, без которого многие из них не в состоянии были бы преодолеть столь большие пространства. Из числа наиболее вредных болезней, которые не попали бы естественным путем в СССР, можно указать мучнистую и ложномучнистую росу винограда, крыжовника и хмеля, фитофтору и ряд других. Большой интерес представляют сводки, составленные Мак Альпайном (Mac Alpine, 1906, 1910) по видам ржавчинных и головневых грибов, завезенных на совершенно изолированный континент — Австралию. Для расселения этих и многих других грибов определяющим фактором является лишь наличие их растений-хозяев.

Однако мы имеем много примеров, показывающих, что не все грибы возбудители болезней были завезены вместе с интродуцированными растениями. Например, *Puccinia pittieriana*, живущая на картофеле, и *Entyloma compositarum*, паразитирующая на подсолнечнике, широко распространенные на этих растениях в Америке, не натурализовались у нас. Данные растения в течение продолжительного времени культивируются также во многих странах Европы, Азии, Африки. Однако до настоящего времени встречающиеся на них грибы-паразиты во всех странах Восточного полушария обнаружены не были. То же можно сказать о некоторых других возбудителях болезней. Как отмечает Элтон (1960), на юго-востоке Азии сосредоточено более 90% мирового производства натурального каучука. 75 лет тому назад семена гевей были завезены сюда из бассейна р. Амазонки. Тем не менее, возбудитель крайне вредоносной южноамериканской болезни листьев гевей — *Dothiodella ulei* — не был обнаружен на плантациях этого каучуконоса в Азии и Африке, где наиболее опустошительные болезни вызываются эндемичными видами грибов.

При перенесении грибов в несвойственные им условия они могут исчезнуть, будучи неспособными противостоять местным климатическим условиям. Исчезновение и появление некоторых видов грибов наблюдалось неоднократно в разных странах мира и в СССР. У многих грибов могут изменяться их свойства, нередко они становятся более агрессивными или наоборот, так как способность того или иного возбудителя к паразитической жизни не является постоянной; это свойство зависит от внутренних и внешних условий и ряда еще часто невыясненных причин (Наумов, 1955).

Подобные проявления скрытых свойств у грибов, при попадании их в новые, не свойственные их родине условия обитания, обнаруживаются почти всегда неожиданно. Причины этого явления до настоящего времени еще совершенно не изучены. Так, например, небезынтересно напомнить факт «открытия» *Cronartium ribicola* Dier. в США. У себя на родине в Сибири и Монголии данный гриб почти не причинял вреда, так как здесь, очевидно, отсутствовали условия для проявления его агрессивных свойств, с одной стороны, а с другой — не было, очевидно, подходящего растения-хозяина. Попав в Сев. Америку с посадочным материалом веймутовой сосны в конце XIX в. этот гриб быстро сделался «знаменитым» благодаря катастрофическим опустошениям, которые он, подобно пожару, произвел в сос-

ТАБЛИЦА 1

Расселение грибов вместе с растениями-хозяевами

Название гриба	Откуда гриб описан	На каком растении гриб найден впервые	Где встречается гриб
<i>Russcinia anthirrhini</i> Diet. et Holw.	Калифорния.	<i>Anthirrhinum majus</i> L.	Калифорния, Чикаго, далее распространился на восток до Атлантического океана, на север до Южн. Канады, на юг до Мексиканского залива; Бермудские о-ва. В Европе: во многих странах. По всему побережью Черного моря. В Шотландии, по всей Средн. и Сев. Европе, около Рига, на Украине, в Крыму.
<i>Cumminsella sanguinea</i> Arh.	Америка.	<i>Maehonia aquifolium</i> Nutt.	В Америке и по всех странах Европы, в южн. и средн. полосе СССР, в Крыму.
<i>Graphium ulmi</i> Schw.	Голландия.	<i>Ulmus</i> sp.	По всей Европе, в Америке.
<i>Cronartium ribicola</i> Dietr.	Сибирь, Монголия.	<i>Pinus</i> sp., <i>Ribes</i> sp.	Повсюду на растении-хозяине, в пределах ареала последнего.
<i>Cuscutaria elongata</i> Grev.	Сев. Америка.	<i>Robinia pseudacacia</i> L.	Повсюду на растении-хозяине, в пределах ареала последнего.
<i>Camatosporium robiniae</i> Sacc.	То же	То же	Повсюду на растении-хозяине, в пределах ареала последнего.
<i>Diplodia gleditschiae</i> Pass.	»	<i>Gleditschia triacanthos</i> L.	Почти повсеместно в пределах ареала растения-хозяина.
<i>Camatosporium triacanthi</i> Sacc.	»	То же	Почти повсеместно в пределах ареала растения-хозяина.
<i>Phyllosticta araucariae</i> Woron.	Кавказ.	<i>Araucaria araucana</i> Koch.	В Крыму.
<i>Phoma lineolans</i> F. Tassi.	Сев. Италия.	То же	»
<i>Hendersonia araucariae</i> Thüm.	Рим.	»	»
<i>Phoma cunninghamiae</i> Pass. et Roum.	Франция.	<i>Cunninghamia lanceolata</i> Lamb.	»
<i>Diplodia sophorae</i> (Speg. et Sacc.) Sacc.	Сев. Италия.	<i>Sophora japonica</i> L.	»
<i>Phoma sophorae</i> Sacc.	Сев. Италия, Австрия, Франция.	То же	»
<i>Camatosporium sophorae</i> Frag.	Сев. Италия.	»	»
<i>Hendersonia sophorae</i> Sacc. et Trav.	Богемия.	»	»
<i>Fusarium sophorae</i> Allesch.	Германия. ¹	»	»
<i>Russcinia malvacearum</i> Mont.	Чили.	<i>Malva rotundifolia</i> L.	Чили, Австралия, Испания, Франция, Германия, Великобритания, Италия, Швейцария, мыс Доброй Надежды, Южн. Африка, Австрия, Греция, Сев. Америка, Швеция, Финляндия, СССР.

¹ В этой и всех других таблицах имеется в виду Германия в границах до последней мировой войны.

новых лесах этой страны. Всевозможные мероприятия по защите сосновых лесов США оказались безуспешными.

Другой, не менее показательный пример подобного рода — случай с *Endothia parasitica*. Этот гриб был завезен в Америку из Восточного полушария, по-видимому в 1904 г. Спустя 10 лет, вследствие поражения этим грибом, полностью погибли исключительные по своей красоте и ценности каштановые леса Сев. Америки. Ни сохранить, ни восстановить эти леса, несмотря на самые энергичные меры, так и не удалось. В Китай возбудитель рака каштана был завезен с устойчивыми против заболевания японскими и китайскими видами *Castanea*, и здесь этот гриб особого вреда не причинял, тогда как в Америке в результате его интродукции *Castanea dentata* полностью исчез. Стэкмен и Харрар (1959) считают мало вероятным, что этот вид каштана когда-либо будет там восстановлен.

Ощутимые убытки нанесены у нас в СССР цитрусовому хозяйству Грузии в результате поражения лимонов грибом *Deuterophoma tracheiphila* Petri (Гуцевич, 1951). Бруэр (Brewer, 1941) сообщает об огромных убытках, которые были причинены США в результате гибели язвов, вызванной голландской болезнью. Он указывает, что в 1933—1940 гг. было вырублено 4250 тысяч язвов; однако, несмотря на все принятые меры, болезнь все же не удалось полностью ликвидировать. Возбудитель этой болезни *Graphium ulmi* Schm. за весьма короткий срок вместе со своим растением-хозяином распространился и по всей Европе. В Крыму, вследствие высокой вредоносности этого гриба, культура вяза стала невозможной (Гуцевич, 1960). В 1901 г. впервые в Японии была обнаружена на хмеле *Pseudoperonospora humili*, а в 1909 г. она появилась в Сев. Америке; далее распространилась по всем странам Европы и в СССР. В 1922 г. эта болезнь причинила большие убытки плантациям юго-западной части Англии и фактически стала лимитирующим фактором для культуры хмеля вообще.

Те убытки, которые причинены многим странам благодаря быстрому распространению завезенных возбудителей различных болезней растений, привлекают всеобщее внимание. Продовольственная и сельскохозяйственная комиссии ООН принуждены заниматься разработкой мероприятий, направленных на снижение ущерба от них.

Перейдем теперь к изложению материалов нашей работы.

В результате ряда обследований нами собрано на территории Крымского полуострова 200 видов грибов (из них 154 вида впервые отмечаются для СССР), развивающихся на 78 видах растений; из их числа 69 видов завезены из различных районов земного шара: из Китая 8 видов, Японии 5,

ТАБЛИЦА 2

Данные о грибах и растениях-хозяевах, выявленных в Крыму

Семейства	Количество видов растений-хозяев			Количество видов грибов
	всего	интродуцированных	отечественных	
<i>Cycadaceae</i>	1	1	—	2
<i>Taxaceae</i>	2	1	1	10
<i>Podocarpaceae</i>	2	2	—	9
<i>Araucariaceae</i>	1	1	—	5
<i>Cephalotaxaceae</i>	1	1	—	1
<i>Pinaceae</i>	45	39	6	74
<i>Taxodiaceae</i>	5	5	—	59
<i>Cupressaceae</i>	26	19	7	40
Всего	83	69	14	200

ТАБЛИЦА 3

Количественное соотношение видов грибов различных систематических групп, собранных в Крыму

Ascomycetes

1. PERISPORIALES

<i>Apiosporium</i>	— 1
<i>Asteridium</i>	— 2
<i>Dimeriella</i>	— 1

4

4. PHACIDIALES

<i>Coccomyces</i>	— 1
<i>Phacidium</i>	— 2
<i>Keithia</i>	— 1

4

2. SPHAERIALES

<i>Rosellinia</i>	— 2
<i>Herpotrichia</i>	— 1
<i>Acanthostigma</i>	— 1
<i>Amphisphaeria</i>	— 1
<i>Trematosphaeria</i>	— 1
<i>Platistomum</i>	— 1
<i>Melomastia</i>	— 2
<i>Lophiotrema</i>	— 1
<i>Lophiostoma</i>	— 1
<i>Didymosphaeria</i>	— 2
<i>Leptosphaeria</i>	— 1
<i>Physalospora</i>	— 1
<i>Pleospora</i>	— 2
<i>Pyrenophora</i>	— 2
<i>Mycosphaerella</i>	— 1
<i>Sphaerella</i>	— 1
<i>Ceriospora</i>	— 1
<i>Valsa</i>	— 1

23

5. HYSTERIALES

<i>Lophodermium</i>	— 5
<i>Hypodermella</i>	— 2
<i>Hypoderma</i>	— 1
<i>Hysterographium</i>	— 1
<i>Hysterium</i>	— 1

10

6. DERMATALES

<i>Cenangium</i>	— 2
------------------	-----

2

7. PATELLARIALES

<i>Arthothelium</i>	— 1
---------------------	-----

1

3. HYPOCREALES

<i>Nectria</i>	— 1
<i>Colonectria</i>	— 1

2

8. PEZIZALES

<i>Dasyscypha</i>	— 4
-------------------	-----

4

FUNGI IMPERFECTI

1. PYCNIDIALES

<i>Aposphaeria</i>	— 1
<i>Dendrophoma</i>	— 3
<i>Phyllosticta</i>	— 6
<i>Ascochyta</i>	— 1
<i>Macrophoma</i>	— 1
<i>Phomopsis</i>	— 2
<i>Depazea</i>	— 1
<i>Phoma</i>	— 30
<i>Plenodomus</i>	— 1
<i>Sclerophoma</i>	— 1
<i>Chaetophoma</i>	— 1
<i>Diplodina</i>	— 2
<i>Septoria</i>	— 2
<i>Rhabdospora</i>	— 6
<i>Coniothyrium</i>	— 10
<i>Diplodia</i>	— 14
<i>Microdiplodia</i>	— 7
<i>Hendersonia</i>	— 8
<i>Camarosporium</i>	— 6

103

Stromaceae

<i>Dothiorella</i>	— 2
<i>Cytospora</i>	— 12

14

2. PSEUDOPYCNIDIALES (*Leptostromataceae*)

<i>Sirothyriella</i>	— 1
<i>Leptothyrium</i>	— 2
<i>Actinothyrium</i>	— 1
<i>Leptostroma</i>	— 1

5

ТАБЛИЦА 3 (продолжение)

3. ACERVULARES

<i>Asterosporium</i>	— 1
<i>Gloeosporium</i>	— 5
<i>Melanconium</i>	— 1
<i>Phleospora</i>	— 1
<i>Pestalotia</i>	— 4
<i>Pestalozzina</i>	— 1
<i>Tubercularia</i>	— 2
<i>Coryneum</i>	— 4

19

4. HYPHALES

<i>Microstroma</i>	— 1
<i>Coniothecium</i>	— 1
<i>Macrosporium</i>	— 1
	3

Гималаев 3, Сев. Африки 3, Сев. Америки 21, Южн. Америки 2, Калифорнии 9, Мексики 6, Зап. Азии 1, Средиземноморской области 3, и из Европы 8 видов; 14 видов отечественных. Эти данные иллюстрируются табл. 2.

В систематическом отношении собранные нами грибы распределяются следующим образом (табл. 3).

Из приведенных данных следует, что преобладающей группой являются несовершенные грибы. Возможно, такое преобладание объясняется наличием вечнозеленых растений, с одной стороны, и благоприятными условиями — с другой.

Многие из обнаруженных нами грибов являются весьма опасными, вызывающими массовое опадение молодой хвои, рак ветвей и стволов, усыхание ветвей, разного рода пятнистость и пожелтение хвои. В табл. 4, 5, 6 приведен список хвойных пород и развивающихся на них грибов-возбудителей болезней.

Среди грибов, обнаруженных нами на хвойных растениях, многие оказались видами новыми для науки и описываются нами впервые (табл. 7). В данной статье возможно привести лишь список этих грибов.

При обследовании, в основном интродуцированных, растений было обнаружено много интересных фактов, свидетельствующих о том, что на новых местах обитания растения становятся хозяевами неизвестных на их родине грибов. В табл. 8 даются списки этих растений и грибов, впервые собранных на этих растениях.

В табл. 9 дается список растений-хозяев, на которых нами найдены до сих пор неизвестные для СССР грибы.

Сам факт появления в нашей флоре этих видов грибов можно поставить в связь с интродукцией соответствующих растений. Мы имеем много примеров подобного рода.

Ферчайлд (Fairchild, 1945), бывший руководитель ведомства по интродукции растений в США, пишет, что деятельность ведомства привела к интродукции почти 200 000 различных видов и разновидностей растений из всех частей света и что вместе с растениями следовали их вредители и возбудители болезней. Многие из них распространились с чудовищной быстротой, постепенно расширяя свои ареалы. Достаточно сказать, что по данным Стэкмена и Харрара (1959) в одной лишь Америке более 50% всех видов вредителей и болезней растений завезены вместе с растениями-хозяевами из различных континентов, в основном из Европы. Элтон (1960) приводит многочисленные и весьма интересные факты, отражающие процесс заселения материков чуждыми для них видами. Он пишет, что никто не знает, сколько видов распространилось за пределы своих естественных ареалов, но таких видов, вероятно, сотни тысяч, причем тысячи из них оказали заметное влияние на жизнь человека — вызвали гибель людей или повысили стоимость жизни.

Нам (Гуцевич, 1960, 1961) при изучении микофлоры Крымского полуострова удалось показать, насколько широки масштабы интродукции грибов, происходящей параллельно с интродукцией высших растений, и что этот путь распространения грибов является одним из основных в силу

ТАБЛИЦА 4

Важнейшие грибы, возбудители пятнистости и пожелтения хвои у иноземных растений

Название растения	Родина растения	Название гриба	Откуда известен гриб
<i>Cycadaceae</i>			
<i>Cycas revoluta</i> Thunb.	Южн. Япония.	<i>Ascochyta cycadina</i> Scalia.	Сицилия.
То же	То же	<i>Microstroma cycadis</i> Allesch.	?
<i>Taxaceae</i>			
<i>Taxus baccata</i> L.	Почти по всей Зап. Европе, по Кавказу, Мал. Азии и Сев. Африке.	<i>Physalospora consociata</i> (Ell. et H.) Sacc.	Калифорния.
То же	То же	<i>Herpotrichia nigra</i> Hartig.	Германия, Норвегия.
»	»	<i>Phacidium taxi</i> Fries	Германия, Швеция.
»	»	<i>Gloeosporium taxi</i> Karst. et Hart.	Франция.
»	»	<i>Gloeosporium taxicolum</i> Allesch.	Силезия, Бавария (ФРГ).
<i>Podocarpaceae</i>			
<i>Podocarpus macrophila</i> D. Don.	Япония.	<i>Phacidium taxi</i> Fries	Германия, Швеция.
То же	»	<i>Gloeosporium taxicolum</i> Allesch.	Силезия, Бавария (ФРГ).
<i>Araucariaceae</i>			
<i>Araucaria araucana</i> Koch	Южная Америка.	<i>Phyllosticta araucariae</i> Woron.	Кавказ.
То же	То же	<i>Hendersonia araucariae</i> Thüm.	Рим и другие места Средиземноморья.
<i>Cephalotaxaceae</i>			
<i>Cephalotaxus fortunei</i> Hook.	Китай.	<i>Phyllosticta taxi</i> Hollos.	Венгрия.
<i>Pinaceae</i>			
<i>Tsuga canadensis</i> Carr.	Сев. Америка.	<i>Acanthostigma parasiticum</i> Sacc.	Бавария (ФРГ).
То же	То же	<i>Lophodermium brachysporum</i> Tub.	Дания, Бавария (ФРГ).
<i>Cedrus deodara</i> Loud.	Сев.-зап. Гималаи, горы Афганистана.	<i>Diplodia deodara</i> Brun.	Франция.
<i>Picea excelsa</i> Link	Широкий ареал распространения.	<i>Herpotrichia nigra</i> Hartig.	Германия, Норвегия.
То же	То же	<i>Hypoderma macrosporum</i> R. Hart.	Германия, Бельгия.
<i>Pinus silvestris</i> L.	»	<i>Phacidium infestans</i> Karst.	Финляндия.
То же	»	<i>Septoria pini</i> Fuckl.	?
»	»	<i>Lophodermium pinastri</i> Chev.	Швеция, Бельгия, Германия, Франция, Италия, Великобритания, Финляндия, Сев. Америка и СССР.
»	»	<i>Hendersonia acicola</i> Munch. et Tub.	Германия.

ТАБЛИЦА 4 (продолжение)

Название растения	Родина растения	Название гриба	Откуда известен гриб
<i>Pinus silvestris</i> L.	Широкий ареал распространения.	<i>Leptothyrium pini</i> Sacc.	Чехия, Германия, Италия, Австрия и Сев. Америка.
<i>Pinus excelsa</i> Wall.	Гималаи (горы).	<i>Lophodermium pinastri</i> Chev.	Швеция, Бельгия, Германия, Франция, Италия, Великобритания, Финляндия, Сев. Америка и СССР.
<i>Pinus halepensis</i> Mill.	Средиземноморская область.	<i>Gloeosporium pineae</i> Bub.	Сев. Италия.
<i>Pinus pinea</i> L.	Средиземноморье, Малая Азия.	То же	То же
То же	То же	<i>Lophodermium pinastri</i> Chev.	»
<i>Pinus pallasiana</i> Lamb.	Крым.	То же	»
То же	»	<i>Gloeosporium pini</i> Oud.	Голландия.
<i>Pinus stankevici</i> (Suk.) Fom.	»	То же	»
То же	»	<i>Diplodia pinea</i> Kickx.	Франция, Бельгия.
<i>Pinus ponderosa</i> Dougl.	Запад Сев. Америки.	То же	То же
То же	То же	<i>Apiosporium abietis</i> Kze.	Саксония (ФРГ).
<i>Pinus montezumae</i> Lamb.	Мексика (горы).	<i>Lophodermium pinastri</i> Chev.	Швеция, Бельгия, Германия, Франция, Италия, Великобритания, Финляндия, Сев. Америка и СССР.
<i>Pinus nigra</i> Arn.	Средн. и Южн. Европа.	То же	То же
<i>Pinus radiata</i> Don.	Калифорния — на берегу океана.	»	»
<i>Pinus silvestris</i> L.	Широкий ареал распространения.	<i>Hypodermella sulcigena</i> Tub.	Франция, Германия, Сев. Италия.
<i>Abies venusta</i> Koch	Южная Калифорния (горы).	<i>Septoria pini</i> Fuckl.	Рейнская провинция (ФРГ).
<i>Abies alba</i> Mill.	Зап. Европа.	То же	То же
<i>Abies</i> sp.	?	<i>Hypodermium nervisequium</i> Link.	Эльзас (Франция).
<i>Abies alba</i> Mill.	Зап. Европа.	<i>Lophodermium nervisequium</i> Rehm.	Бельгия, Сев. Америка.
<i>Abies vilmarini</i> Mast.	Крым.	<i>Depazea</i> sp.	Крым.
<i>Abies alba</i> Mill.	Зап. Европа.	<i>Hepotrichia nigra</i> Hartig.	Германия, Норвегия.
<i>Larix decidua</i> Mill.	Средн. Европа (горы).	<i>Lophodermium laricinum</i> Dubi.	Тироль.
То же	То же	<i>Hypodermella laricis</i> Tub.	Австрия.
»	»	<i>Hartigella laricis</i> Syd.	Германия.
<i>Taxodiaceae</i>			
<i>Cryptomeria japonica</i> Don.	Япония, Китай.	<i>Calonectria minuscula</i> Sacc. et Speg.	Италия.
<i>Sequoia sempervirens</i> Endl.	Сев. Америка: Орегон, Калифорния.	<i>Phyllosticta sequoiae</i> Zhilina.	Крым.

ТАБЛИЦА 4 (продолжение)

Название растения	Родина растения	Название гриба	Откуда известен гриб
<i>Cupressaceae</i>			
<i>Cupressus macrocarpa</i> Hartw.	Калифорния.	<i>Lophodermium juniperinum</i> De Not.	Германия, Франция, Австрия, Великобритания, Швеция, Финляндия.
<i>Chamaecyparis obtusa</i> Sieb. et Zucc.	Япония.	То же	То же
То же	»	<i>Hendersonia foliicola</i> Fuckl.	Великобритания, Германия.
<i>Juniperus excelsa</i> M. B.	Горный Крым, Закавказье, Малая Азия.	<i>Lophodermium juniperinum</i> De Not.	То же
<i>Juniperus sabina</i> L.	Довольно широкий ареал.	То же	»
То же	То же	<i>Lophodermium sabinae</i> Fautr.	Франция.
»	»	<i>Herpotrichia nigra</i> Hartig.	Германия, Норвегия.
<i>Thuja orientalis</i> L.	Горы Сев. Китая.	<i>Herpotrichia nigra</i> Hartig.	Германия, Норвегия.
<i>Thuja plicata</i> D. Dora.	Зап. часть Америки.	<i>Keithia thujina</i> Dur.	Сев. Америка.
<i>Libocedrus decurrens</i> Torr.	Сев. Америка.	<i>Lophodermium juniperinum</i> De Not.	То же
То же	То же	<i>Herpotrichia nigra</i> Hartig.	Германия, Норвегия.

ТАБЛИЦА 5

Важнейшие грибы-возбудители усыхания ветвей у иноземных растений

Название растения	Родина растения	Название гриба	Откуда известен гриб
<i>Pinaceae</i>			
<i>Larix decidua</i> Mill.	Альпы и Карпаты.	<i>Cenangium laricinum</i> Sacc.	Италия.
То же	То же	<i>Dasyscypha calycina</i> Fuckl.	Германия, Великобритания, Франция, Италия.
<i>Picea excelsa</i> Link.	Широкий ареал распространения.	<i>Nectria cucurbitula</i> Fries	Германия, Франция, Италия, Австрия, Финляндия.
То же	То же	<i>Septoria parasitica</i> Hart.	Германия.
<i>Pinus excelsa</i> Wall.	Гималаи.	<i>Cenangium abietis</i> Rehm.	Швеция, Германия, Бельгия, Франция, Италия, Великобритания, Сев. Америка.
<i>Cupressaceae</i>			
<i>Cupressus sempervirens</i> L.	Мал. Азия, Сев. Иран, о-ва Крит и Кипр.	<i>Coryneum cardinale</i> Wagener.	?
<i>Cupressus macrocarpa</i> Hartw.	Средн. Калифорния.	То же	?

ТАБЛИЦА 6

Важнейшие грибы — возбудители рака стволов у иноземных растений

Название растения	Родина растения	Название гриба	Откуда известен гриб
<i>Pinaceae</i>			
<i>Tsuga canadensis</i> Carr.	Сев. Америка.	<i>Phomopsis pseudotsugae</i> Wilson.	Шотландия.
<i>Pseudotsuga glauca</i> Mayr.	То же	То же	»
То же	»	<i>Dasyscypha calycina</i> Fuckl.	Германия, Франция, Италия, Великобритания.
<i>Larix decidua</i> Mill.	Средн. Европа (горы)	<i>Phomopsis pseudotsugae</i> Wilson.	Шотландия.
То же	То же	<i>Dasyscypha willkommii</i> Hart.	Центральная Европа.
<i>Abies alba</i> Mill.	Зап. Европа.	<i>Dasyscypha calycina</i> Fuckl.	Германия, Франция, Италия, Великобритания.
То же	То же	<i>Dasyscypha resinaria</i> Rehm.	Великобритания, Венгрия.
<i>Cedrus atlantica</i> Manetti.	Горы Алжира и вост. Марокко.	<i>Phomopsis pseudotsugae</i> Wilson.	Шотландия.
<i>Cupressaceae</i>			
<i>Cupressus macrocarpa</i> Hartw.	Калифорния.	<i>Coryneum thuinum</i> Dearn.	?
<i>Juniperus virginiana</i> L.	Восток Сев. Америки — от Гудзона залива до Флориды, Техаса и Нов. Мексики.	<i>Phomopsis juniperovara</i> G. Hahn.	Ява, Сев. Америка.

все возрастающих международных связей. В последней нашей работе (Гуцевич, 1962) дается описание 268 видов грибов рода *Phyllosticta* из Крыма, из которых 66 видов до настоящего времени не были известны в СССР.

П. М. Жуковский (1960) приводит весьма красноречивый пример: завезенные в Мексику из СССР в 1959 г. для экспертизы 25 сортов картофеля полностью погибли в результате поражения фитофторой. Жуковский считает, что при внедрении новых культур в ту или иную страну весьма важно иметь сведения не только о первоначальной родине растения, но также данные о первоначальной родине грибов, с которыми могут встретиться интродуцированные растения. Изучение взаимоотношений растения-хозяина и паразита в различных географических и экологических зонах дает наиболее ясное представление об особенностях отдельных заболеваний.

Изучая грибы в Крыму на иноземных растениях, мы обратили внимание на тот факт, что большинство грибов, найденных на растениях неевропейского происхождения, отмечено было впервые именно в Европе. Это объясняется, очевидно, тем, что изучение ряда растений и грибов началось не на их родине на тех или иных континентах, а в Европе со времени организации в XVII в. Дюгамелем дю Монсо во Франции первого Арборетума, где были собраны тысячи видов древесных и кустарниковых пород из различных стран мира; затем эти растения стали вывозить из Франции и культивировать в других странах Европы. В Крыму еще во времена генуэзцев были известны некоторые иноземные растения, напри-

ТАБЛИЦА 7

Новые виды грибов, найденные на хвойных породах в Крыму

Название гриба	Название растения-хозяина	Родина растения
<i>Hendersonia taxi</i> Zhilina sp. n.	<i>Taxaceae</i> <i>Taxus baccata</i> L.	Почти по всей Зап. Европе, Кавказ, Мал. Азия и Сев. Африка.
<i>Phleospora araucariae</i> Gucevicz sp. n.	<i>Araucariaceae</i> <i>Araucaria araucana</i> Koch.	Южн. Америка.
<i>Diplodina piceae</i> Gucevicz sp. n.	<i>Pinaceae</i> <i>Picea morinda</i> Link.	Гималаи.
<i>D. cedricola</i> Gucevicz sp. n.	<i>Cedrus atlantica</i> Manetti.	Горы Алжира и вост. Марокко.
<i>Dothiorella minima</i> Zhilina sp. n.	<i>Pinus bungeana</i> Zucc.	Китай — горы зап. Хубей.
<i>Platystomum pini</i> Gucevicz sp. n.	То же	То же
<i>Sclerophoma pini</i> Gucevicz sp. n.	<i>Pinus pallasiana</i> Lamb.	Крым.
<i>Diplodia steveni</i> Gucevicz sp. n.	<i>P. montezumae</i> Lamd.	Мексика (горы).
То же	<i>P. stankevici</i> (Succ.) Fom.	Крым.
<i>Asterosporium pini</i> Gucevicz sp. n.	<i>P. montana</i> Lam.	Горы Зап. Европы.
	То же	То же
<i>Phyllosticta cunninghamiae</i> Gucevicz sp. n.	<i>Tarodiaceae</i> <i>Cunninghamia lanceolata</i> Lamb.	Южн. и Центр. Китай.
<i>Phoma cunninghamella</i> Gucevicz sp. n.	То же	То же
<i>Microdiplodia cunninghamiae</i> Gucevicz sp. n.	»	»
<i>Rhabdospora cunninghamiae</i> Gucevicz sp. n.	»	»
<i>Camarosporium cunninghamiae</i> Zhilina sp. n.	»	»
<i>Leptothyrium cunninghamiae</i> Gucevicz sp. n.	»	»
<i>Actinothyrium cunninghamiae</i> Gucevicz sp. n.	»	»
<i>Ceriospora sequoiae</i> Gucevicz sp. n.	<i>Sequoiadendron giganteum</i> Lindl.	Сев. Америка; Калифорния (горы).
<i>Diplodia sequoiadendri</i> Gucevicz sp. n.	То же	То же
<i>Asteridium cupressi</i> Gucevicz sp. n.	<i>Cupressaceae</i> <i>Cupressus lusitanica</i> Mill.	Горы Мексика и Гватемала.
<i>Didymosphaeria zhukovskii</i> Gucevicz sp. n.	<i>C. funebris</i> Endl.	Центр. Китай.
<i>Rhabdospora cupressi</i> Gucevicz sp. n.	<i>C. guadalupensis</i> Wast.	Средн. Калифорния.
<i>Lophotrema juniperina</i> Gucevicz sp. n.	<i>Juniperus sabina</i> L.	Широкий ареал распространения.

Примечания. Гербарий, описания и рисунки указанных в табл. 7 новых видов грибов хранятся на кафедре низших растений Ленинградского государственного университета и будут опубликованы.

ТАБЛИЦА 8

Интродуцированные растения, на которых впервые поселились неизвестные на их родине грибы (Крым)

Название растения	Родина растения	Название гриба	Где был найден гриб	На каком растении гриб был описан
<i>Podocarpus andina</i> Röhr. То же	Южн. Америка. То же	<i>Phoma taxicola</i> Oud. <i>Diplodia taxi</i> De Not. <i>Pestalotia funerea</i> Desm.	Голландия. Зап. Европа. Зап. Европа, Сев. Аме- рика.	<i>Taxus baccata</i> L. То же На многих видах растений.
<i>Cephalotaxus fortunei</i> Hook.	Центр. и Южн. Китай, в горных лесах.	<i>Phyllosticta taxi</i> Hollós.	Венгрия.	<i>Taxus baccata</i> L.
<i>Picea ajanensis</i> Fisch.	Дальний Восток СССР, сев.-вост. Китай, сев. Корея, Япония. Гималаи.	<i>Phoma pithyophila</i> Sacc.	Чехия.	<i>Pinus silvestris</i> L.
<i>P. morinda</i> Link. То же	Лесной пояс Скалистых гор Сев. Америки.	<i>Diplodia thujae</i> West. <i>Cytospora pini</i> Sacc.	Германия. Франция, Бельгия. Чехия.	<i>Thuja</i> sp. <i>Pinus silvestris</i> L. То же
<i>P. pungens</i> Engelm.	Горы Санта-Лючия в юж- ной части Калифорнии.	<i>Phoma pithyophila</i> Sacc.	Франция.	<i>Abies alba</i> L.
<i>Abies venusta</i> Koch. То же	То же	<i>Ph. abietis</i> Briard.	Германия.	На видах <i>Abies</i> .
»	»	<i>Ph. piceae</i> Sacc.	Франция.	<i>Cedrus deodara</i> Loud.
»	»	<i>Diplodia deodarae</i> Brun. <i>D. thujae</i> West.	Германия.	<i>Thuja</i> sp.
<i>A. numidica</i> De Lannoy.	Алжир.	<i>Phoma pinastri</i> Sacc.	Голландия.	<i>Pinus nigra</i> Arn.
<i>A. cephalonica</i> Loud.	Горы в Греции.	То же	»	То же
<i>A. vilmorini</i> Mast.	Крым.	<i>Derazaea</i> sp.	Крым.	<i>Abies vilmorini</i> Mast.
<i>Pinus bungeana</i> Zucc.	Китай — горы зап. Хубей.	<i>Phoma pinastri</i> Sacc.	Голландия.	<i>Pinus nigra</i> Arn.
То же	То же	<i>Ph. bacteriophilla</i> Peck. <i>Cytospora pinastri</i> (Fr.) Sacc.	Сев. Америка. Зап. Европа.	<i>P. strobus</i> Mill. <i>Abies alba</i> Mill., <i>Pinus sil-</i> <i>vestris</i> L.
»	»	<i>C. pini</i> Sacc.	Франция, Бельгия.	<i>Pinus silvestris</i> L.
»	»	<i>Sirothyrtella pinastri</i> Höhncl.	Финляндия.	<i>P. silvestris</i> L.
»	»	<i>Tubercularia vulgaris</i> Tode.	Многие страны Европы, Америка и СССР.	На многих растениях.
<i>P. flexilis</i> James.	Запад Сев. Америки, горы.	<i>Phoma pinastri</i> Sacc.	Голландия.	<i>Pinus nigra</i> Arn.
<i>P. hartwigii</i> Lindl.	Мексика (горы).	<i>Ph. eguttulata</i> Karst.	Финляндия.	<i>Abies alba</i> Mill., <i>Pinus</i> <i>silvestris</i> L.
То же	То же	<i>Coniothyrium pini</i> Oud.	Голландия.	<i>Pinus silvestris</i> L.

ТАБЛИЦА 8 (продолжение)

Название растений	Родина растения	Название гриба	Где был найден гриб	На каком растении гриб был описан
<i>P. jeffreyi</i> Balf.	Запад Сев. Америки, Калифорния (горы).	<i>Phoma acicola</i> Sacc.	Франция, Италия, Герма- ния.	<i>P. silvestris</i> L.
То же	То же	<i>Ph. inopinata</i> Oud.	Голландия.	<i>P. strobus</i> L.
<i>P. montezumae</i> Lamb.	Мексика (горы).	<i>Rosellinia hirtissima</i> Sacc.	Сев. Америка.	<i>P. silvestris</i> L.
То же	То же	<i>Lophodermium pinastri</i> Chev.	Швеция, Бельгия, Герма- ния, Франция, Италия, Великобритания, Фин- ляндия, Сев. Америка и СССР.	На видах <i>Pinus</i> .
»	»	<i>Phoma pinastri</i> Sacc.	Голландия.	<i>Pinus nigra</i> Arn.
»	»	<i>Ph. pinicola</i> Sacc.	Германия.	<i>P. silvestris</i> L.
»	»	<i>Coniothyrium dispersellum</i> Karst.	Финляндия.	На видах <i>Pinus</i> .
»	»	<i>Sirothyriella pinastri</i> Höhnelt.	»	То же
<i>Pinus stankevici</i> (Succ.) Fom.	Крым (эндем).	<i>Diplodia pinea</i> Kickx.	Франция, Бельгия, Италия.	<i>Pinus montana</i> Lamb.
То же	То же	<i>D. sapinea</i> Fuck.	Германия, Франция, Италия.	<i>Pinus silvestris</i> L.
»	»	<i>Camarosporium picastrum</i> Fuck.	Германия.	<i>P. silvestris</i> L.
»	»	<i>Cytospora pinastri</i> Fries.	Франция, Германия, Италия, Бельгия.	<i>Abies alba</i> Mill., <i>Pinus</i> <i>silvestris</i> L.
<i>Pinus brutia</i> Ten.	Зап. и южн. побережье Мал. Азии; Южн. Ита- лия; о-ва Крит и Кипр.	<i>Gloeosporium pini</i> Oud.	Голландия.	<i>Pinus silvestris</i> L.
То же	То же	<i>Microdiplodia conigena</i> Al- lesch.	?	<i>P. silvestris</i> L., <i>Abies</i> sp.
»	»	<i>Cytospora pinastri</i> Fries.	Франция, Италия, Гер- мания, Бельгия.	<i>P. silvestris</i> L., <i>Abies alba</i> Mill.
<i>Pinus gerardiana</i> Wall.	Горы Афганистана, сев.-зап. Гималаи.	<i>Diplodia thujae</i> West.	Германия.	<i>Thuja</i> sp.
То же	То же	<i>Cytospora pinastri</i> Fries.	Франция, Италия, Герма- ния, Бельгия.	<i>Pinus silvestris</i> L.
<i>Pinus eldarica</i> Medw.	Вост. Закавказье.	<i>Phoma pinicola</i> Sacc.	Германия.	<i>P. silvestris</i> L.
		<i>Pestalotia strobilicola</i> Speg.	Сев. Италия и Сев. Аме- рика.	<i>P. silvestris</i> L.

ТАБЛИЦА 8 (продолжение)

Название растения	Родина растения	Название гриба	Где был найден гриб	На каком растении гриб был описан
<i>Metasequoia glyptostroboides</i> Hu et Cheng. То же	Китай.	<i>Pleiospora herbarum</i> Rab.	Разные страны, в том числе СССР.	На многих растениях.
»	»	<i>Pl. vulgaris</i> Niessl.	Европа, Сев. Америка и СССР.	То же
»	»	<i>Phoma taxicola</i> Oud.	Голландия.	<i>Taxus baccata</i> L.
»	»	<i>Diplodia taxi</i> De Not.	Зап. Европа.	<i>Taxus</i> sp.
»	»	<i>Camarosporium thujae</i> Hollós.	Венгрия.	<i>Thuja occidentalis</i> L.
<i>Cupressus lusitanica</i> Mill. То же	Горы Мексики и Гватемалы. То же	<i>Valsa dubyi</i> Nits.	Германия, Швейцария.	<i>Juniperus communis</i> L.
»	»	<i>Phoma pinastrella</i> Sacc.	Франция, Австрия и Сибирь.	На многих видах <i>Pinus</i> .
»	»	<i>Ph. pinastri</i> Sacc.	Голландия.	<i>Pinus maritima</i> Mill.
»	»	<i>Rhabdospora pini</i> Sacc.	Сев. Америка.	На видах <i>Pinus</i> .
»	»	<i>Diplodia taxi</i> De Not.	Зап. Европа.	<i>Taxus baccata</i> L.
»	»	<i>D. thujae</i> West.	Германия.	<i>Thuja</i> sp.
»	»	<i>Camarosporium thujae</i> Hollós.	Венгрия.	<i>Thuja occidentalis</i> L.
»	»	<i>Cytospora cupressii</i> Gutner.	Крым.	<i>Cupressus</i> sp.
»	»	<i>C. pinastri</i> Fries.	Бельгия, Швеция.	<i>Pinus silvestris</i> L.
»	»	<i>Melanconium putredinis</i> Wallr.	Германия.	<i>Abies</i> sp.
»	»	<i>Pestalotia funerea</i> Desm.	Зап. Европа, Сев. Америка.	На многих видах растений.
<i>Cupressus goveniana</i> Gord.	Калифорния.	<i>Coryneum abietinus</i> Ell. et Ev.	Сев. Америка.	На видах <i>Abies</i> .
<i>C. machabiana</i> Murr.	Сев. Калифорния и в горах Шаста.	<i>Diplodia thujae</i> West.	Германия.	<i>Thuja</i> sp.
То же	Горы вост. и южн. Аризоны, Калифорния, Нов. Мексика и сев. часть Мексики.	<i>Camarosporium thujae</i> Hollós.	Венгрия.	<i>Thuja occidentalis</i> L.
<i>C. arizonica</i> Greene.	Центр. Китай.	То же	»	То же
<i>C. funebris</i> Endl.		<i>Didymosphaeria zhukovskii</i> Gusevicz sp. n.	Крым.	<i>Cupressus funebris</i> Endl.

ТАБЛИЦА 9

Неизвестные ранее для СССР грибы, найденные на хвойных породах в Крыму

Название растения	Родина растения	Название гриба	Откуда гриб был описан	На каком растении гриб был найден
<i>Taxaceae</i>				
<i>Taxus baccata</i> L.	Почти вся Зап. Европа, Кавказ, Мал. Азия и Сев. Африка.	<i>Phoma juniperi</i> (Desm.) Sacc.	Франция.	<i>Juniperus communis</i> L.
То же	То же	<i>Macrophoma taxii</i> Berl. et Vogl.	Франция, Австрия, Великобритания.	<i>Taxus baccata</i> L.
<i>Podocarpaceae</i>				
<i>Podocarpus macrophylla</i> D. Don.	Южн. Япония.	<i>Mycosphaerella podocarpicola</i> P. Henn.	?	?
<i>Araucariaceae</i>				
<i>Araucaria araucana</i> Koch.	Анды Чили и юго-запад Аргентины.	<i>Phoma lineolans</i> F. Tassi.	Сев. Италия.	<i>Araucaria araucana</i> Koch.
<i>Pinaceae</i>				
<i>Pinus coulteri</i> Don.	Сев. Америка, горы Нижн. Калифорнии.	<i>Melomastia morthieri</i> Feltg.	Люксембург.	<i>Thuja orientalis</i> L.
То же	То же	<i>Phoma juniperi</i> (Desm.) Sacc.	Франция.	<i>Juniperus communis</i> L.
»	»	<i>Ph. pinastri</i> (Oud.) Sacc.	Голландия.	<i>Pinus nigra</i> Arn.
<i>Pinus halepensis</i> Mill.	Средиземноморская область от Испании и сев. Африки до юга Балканского полуострова.	<i>Ph. juniperi</i> (Desm.) Sacc.	Франция.	<i>Juniperus communis</i> L.
<i>Pinus excelsa</i> Wall.	Гималаи.	<i>Coccomyces pini</i> Karst.	Многие страны.	<i>Pinus silvestris</i> L., <i>P. strobus</i> L., <i>Juniperus communis</i> L.

ТАБЛИЦА 9 (продолжение)

Название растения	Родина растения	Название гриба	Откуда гриб был описан	На каком растении гриб был найден
<i>P. nigra</i> Arn. <i>P. montana</i> Mill. <i>P. monticola</i> Dougl.	Средн. и Южн. Европа. Горы Зап. Европы. Запад Сев. Америки.	<i>Sirothyriella pinastri</i> Höhncl. <i>Amphisphaeria pinicola</i> Rehm. <i>Hysteroglyphium pimilionis</i> Rehm.	Финляндия. Тироль и Баната (Австрия).	<i>Pinus silvestris</i> L. <i>Pinus pumila</i> Rgl., <i>P. mug-</i> <i>hus</i> Willk. <i>Pinus pumila</i> Rgl.
То же » <i>Pinus pallasiata</i> Lamb. То же » <i>P. ponderosa</i> Dougl. То же » <i>Pinus pinea</i> L.	То же » Крым. » » Запад Сев. Америки. То же » Средиземноморье и Мал. Азия.	<i>Phoma juniperi</i> (Desm.) Sacc. <i>Ph. pinastri</i> (Oud.) Sacc. <i>Dothiorella pinastri</i> Sacc. <i>Phoma strobiligena</i> Desm. <i>Gloeosporium pini</i> Oud. <i>Dothiorella pinastri</i> Sacc. <i>Phoma geniculata</i> Sacc. <i>Ariosporium abietis</i> Kze. <i>Hendersonia thujae</i> Died.	Альпийские альпы в Австрии и Орлерские альпы в Италии. Франция. Голландия. Бельгия, Швеция. Франция, Италия, Бельгия. Голландия. Бельгия, Швеция. Великобритания. Саксония (ФРГ). Германия.	<i>Juniperus communis</i> L. <i>Pinus nigra</i> Arn. <i>Pinus silvestris</i> L. <i>Thuja</i> sp., <i>Cedrus libani</i> Laws., <i>Pinus</i> sp. <i>Pinus silvestris</i> L. То же <i>Pinus strobus</i> L. На видах <i>Abies</i> . <i>Thuja</i> sp.
То же <i>Pinus radiata</i> Don. <i>P. silvestris</i> L.	То же Сев. Америка, Калифорния. Широкий ареал распространения.	<i>Sirothyriella pinastri</i> Höhncl. То же <i>Coccomyces pini</i> Karst.	Финляндия. » Многие страны.	<i>Pinus silvestris</i> L. То же <i>Pinus silvestris</i> L., <i>P. stro-</i> <i>bis</i> L., <i>Juniperus com-</i> <i>munis</i> L. <i>Juniperus communis</i> L.
<i>Picea asperata</i> Mast. <i>Abies alba</i> L. <i>A. pinsapo</i> Boiss.	Зап. Китай. Зап. Европа. Горы Южн. Испании.	<i>Diplodia juniperi</i> West. <i>D. thujae</i> West. <i>Phoma pinastri</i> (Oud.) Sacc.	Бельгия, Сев. Италия. Германия. Голландия.	<i>Thuja</i> sp. <i>Pinus nigra</i> Arn.
<i>Taxodiaceae</i> <i>Cunninghamia lanceolata</i> Lamb.	Южн. и Центр. Китай (горы).	<i>Ph. cunninghamiae</i> Pass. et Roum.	Франция.	<i>Cunninghamia lanceolata</i> Lamb.

ТАБЛИЦА 9 (продолжение)

Название растения	Родина растения	Название гриба	Откуда гриб был описан	На каком растении гриб был найден
<i>Taxodiaceae</i>				
<i>Cunninghamia lanceolata</i> Lamb. То же	Южн. и Центр. Китай (горы). То же	<i>Phoma geniculata</i> (B. et Br.) Sacc. <i>Diplodia thujae</i> West. То же	Велинобритания. Германия. »	<i>Pinus strobus</i> L. <i>Thuja</i> sp. То же
<i>Cupressomelia japonica</i> Don.	Япония, Китай.			
<i>Cupressaceae</i>				
<i>Juniperus excelsa</i> M. B.	Горный Крым, Мал. Азия, сев. часть Зап. Закавказья. То же	<i>Lophiostoma juniperi</i> Fabre.	Франция.	<i>Juniperus communis</i> L.
То же		<i>Rhabdospora sabinae</i> Sacc. et Fautr.	»	<i>J. sabina</i> L.
»	»	<i>Diplodia conigena</i> Desm.	Франция, Бельгия, Италия, Германия. Чехия, Германия.	На видах <i>Abies</i> , <i>Pinus silvestris</i> L. На видах <i>Pinus</i> .
»	»	<i>Coniothecium chamatosporum</i> Corda.		<i>Juniperus communis</i> L.
<i>Juniperus oxycedrus</i> L.	Горный Крым, Зап. Закавказье.	<i>Microthyrium juniperi</i> (Desm.) Sacc.	Сев. Италия, Франция, Сев. Америка. Бельгия, Швеция.	На видах <i>Pinus</i> .
<i>J. sabina</i> L.	Горы Южн. и Средн. Европы, Мал. Азия. То же	<i>Aposphaeria himisphaerica</i> (A. et S.) Sacc.		<i>Juniperus communis</i> L. <i>Thuja</i> sp.
То же	»	<i>Phoma juniperi</i> (Desm.) Sacc.	Франция. Германия. То же	<i>Pinus silvestris</i> L.
»	»	<i>Diplodia thujae</i> West.	Австрия.	<i>Thuja orientalis</i> L.
<i>Thuja occidentalis</i> L.	Восточная часть Сев. Америки. То же	<i>Camptosporium pictastrum</i> Sacc. <i>Phoma thujaena</i> Thüm.		<i>Tamarix gallica</i> L. <i>Thuja orientalis</i> L.
То же	Горы Сев. Китая.	<i>Diplodia tamaricina</i> Sacc. <i>Coniothyrium albidistratum</i> (Резк.) Sacc.	Франция. Сев. Америка.	На видах <i>Abies</i> .
<i>Thuja plicata</i> D. Don.	Западная часть Сев. Америки.	<i>Coroneum abietinum</i> Ell. et Ev.	То же	

мер маслина. В 1812 г. был основан Никитский ботанический сад. Этот старейший ботанический сад и до настоящего времени имеет важное значение как центр интродукции новых растений, которые создали мировую славу этому уголку нашей Родины.

Следует отметить, что микофлора интродуцированных растений в СССР до настоящего времени фактически не изучалась, если не считать списка грибов, составленного С. И. Ваниным и опубликованного в I томе «Деревья и кустарники СССР» (1949). В зарубежной литературе мы также не находим по этому вопросу никаких материалов.

Данная работа является первой попыткой осветить этот вопрос. Она может рассматриваться лишь как введение к проблеме изучения путей, по которым грибы распространяются по земному шару, что является задачей микogeографии.

В обширный комплекс работ по изучению паразитных и сапрофитных грибов каждой страны должны войти и исследования специально грибов иноземного происхождения. Необходимость широкой постановки подобных работ отмечалась учеными 75 стран на IV Ботаническом конгрессе в Гамбурге в 1957 г.

Заключение

Наше исследование было предпринято с целью выяснения путей распространения грибов при ввозе и акклиматизации иноземных растений.

Была подвергнута микологическому обследованию большая группа хвойных пород, имеющих хозяйственное и декоративное значение, завезенных из различных стран мира и культивируемых в Крыму, в основном в Никитском ботаническом саду. Всего обследовано 83 вида растений, из которых 14 естественных, а 69 видов иноземного происхождения. На этих растениях обнаружено 200 видов грибов, из них 154 вида впервые описываются для СССР. Из числа грибов иноземного происхождения отмечается ряд видов, обуславливающих опасные заболевания — рак стволов, опадение хвои, усыхание ветвей, разного рода пятнистости.

Установлено также, что на новых местах обитания ввозимые растения в целом ряде случаев поражаются неизвестными грибами, которых они не имели у себя на родине.

Среди обнаруженных нами грибов многие являются новыми для науки видами либо видами, неизвестными для данных растений-хозяев.

Материал, приведенный в работе, наглядно показывает, что интродукция растений тесно связана с параллельно происходящей вместе с нею интродукцией грибов и что грибы нередко способны развиваться в условиях, резко отличных от условий их родины. Повсюду, где возможно произрастание растений, на них поселяются грибы, и это относится как к сельскохозяйственным культурам, так и к декоративным, лесным и другим дикорастущим растениям.

ЛИТЕРАТУРА

- А н п с и м о в а А. И. (1957). Итоги интродукции древесных растений в Никитском ботаническом саду за 30 лет (1926—1955 гг.). Тр. Гос. Никитск. бот. сада, XXVII. — Г о й м а н Э. (1954). Инфекционные болезни растений. — Г о л о в и н П. Н. (1944). Закономерности распределения микофлоры на Пампире. Изв. Тадж. ф. АН СССР, 8. — Г у р с к и й А. В. (1957). Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. — Г у ц е в и ч С. А. (1959). История изучения флоры грибов Крыма. Вестн. Лен. гос. унив., 15, сер. биол., 3. — Г у ц е в и ч С. А. (1951). К вопросу об условиях культивирования лимонов в Грузии. Вестн. Лен. гос. унив., 2. — Г у ц е в и ч С. А. (1960). Об особенностях микофлоры степей Крымского полуострова. Вестн. Лен. гос. унив., 15, сер. биол., 3. — Г у ц е в и ч С. А. (1961). Распространение иноземных грибов в связи с интродукцией высших растений. Межвузовск. научно-отчетн. конфер. «Университеты сельскому хозяйству». Тез. докл., III. — Г у ц е в и ч С. А. (1962). Грибы рода *Phyllosticta*, собранные в Крыму. Уч. зап. Лен. гос. унив., сер. биол. наук, 49. — Г у ц е в и ч С. А. (1962). К вопросу о влиянии аридного климата на распространение паразитных и некоторых других

групп грибов. Вестн. Лен. гос. унив., 21, сер. биол., 3. — Деревья и кустарники СССР (1949), 1. — Деревья и кустарники СССР, 1962, VI. — Дунин М. С. (1956). Болезни растений и фитопатологические работы в США. Вступит. статья к переводу ки.: Болезни растений. Ежегодн. землед. США. — Жуковский П. М. (1960). Селекция на устойчивость сортов культурных растений к болезням. Вестн. с.-х. наук, 12. — Купрев В. Ф. (1940). О происхождении и эволюции паразитизма у грибов. Сов. бот., 5—6. — Любименко В. Н. (1913). Никитский сад и акклиматизация растений. Зап. Никитск. бот. сада, 5. — Малеев В. П. (1927—1928). Хвойные Черноморского побережья Кавказа и Крыма. Тр. по прикл. бот. и генет., XIII. — Малеев В. П. (1929). О декоративных растениях флоры Крыма и западного Кавказа. В сб.: Субтропики. — Малеев В. П. (1933). Теоретические основы акклиматизации. — Малеев В. П. (1936). Древесные экзоты Абхазии и их лесоводственное значение. — Наумов Н. А. (1950). Перспективы изучения болезней древесных пород в условиях степного лесоразведения. Уч. зап. Лен. гос. унив., сер. биол., 25. — Наумов Н. А. (1955). О типах паразитизма у грибов. Уч. зап. Лен. гос. унив., 191, 40. — Неофитова В. К. (1951). Болезни растений Мурманской области и меры борьбы с ними. — Неофитова В. К. (1958). Болезни растений Мурманской области. В сб.: Декоративные растения для Крайнего севера СССР. — Правдин Л. Ф. (1921). Разведение промышленных экзотов на Черноморском побережье Кавказа. Тр. и иссл. по лесн. хоз. и лесн. промышл., 14. — Стэкмен Э. и Дж. Харрар. (1959). Основы патологии растений. — Шитикова-Русакова А. А. (1927). Вопрос о заносе ржавчинной инфекции в Амурской области. Матер. по миколог. и фитопатол., 6, 1. — Элтон Ч. (1960). Экология насекомых и животных и растений. — Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. — Greuter E. G. (1944). The fight for the elms. Amer. Forests, 47: 22—25. — Fairchild D. (1945). Garden islands of the great East. Collecting from the Phillipinens and Netherlands India in the Junk «Cheng Ho». — McAlpine D. (1906). The rusts of Australis. — McAlpine D. (1910). The smuts of Australis.

Ленинградский
государственный
университет.

DISTRIBUTION OF ALIEN FUNGI ASSOCIATED WITH THE INTRODUCTION OF HIGHER PLANTS

By S. A. Gucevicz

SUMMARY

The objective of this investigation was to traces the possible ways of dispersal of fungi in the U. S. S. R. associated with the introduction and acclimatization of plants from other countries.

83 species of plants studied, including 69 species introduced from different countries of the world, proved to be infested by 200 species of fungi, 154 of which are reported from the U. S. S. R. for the first time. Some introduced higher plants were observed to be the hostplants of a number of species of fungi that never infested them in their native countries. Some of the species of fungi found on the introduced plants proved to be new to science.

И. К. Киршин

О ВЕГЕТАТИВНОЙ ПРОЛИФИКАЦИИ СОЦВЕТИЙ У МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ

С 5 рисунками

(Получено 2 VII 1962)

В ряду аномалий в развитии растений значительное место занимает пролификация цветков (Федоров, 1958). Это явление довольно широко распространено в природной обстановке и в посевах среди многолетних злаков (Toumey, 1891; Evans, 1927; Arber, 1934; Philipson, 1934; Цуп, 1953; Wycherley, 1954).

Израстание колосков в соцветиях многолетних злаков наблюдается главным образом осенью, особенно после влажного лета. Это навело исследователей на мысль, что вегетативная пролификация соцветий происходит под влиянием короткого дня. И действительно, Тинкер (Tincker, 1925), впервые в условиях эксперимента, при выращивании очень позднеспелой расы ежи сборной на 12-часовом дне отметил превращение отдельных колосков соцветий в вегетативные побеги.

В. И. Разумов и М. И. Смирнова (1936), проводившие опыты в Запоярье, при пересадке растений в теплицу 2 июня и выращивании их с этого времени на 9-часовом дне также наблюдали израстание метелок у мятлика, тимopheевки, овсяницы и полевицы. Вслед за этим Г. Э. Шульц (1939) доложил о случаях экспериментальной пролификации у *Deschampsia flexuosa* L. и *Agrostis vulgaris* With. В последующих опытах по фотопериодизму многолетних злаков растения помещались в условия ненормального фотопериода после предварительного выращивания их в течение различных сроков на длинном дне; при этом израстание колосков в соцветиях легко вызывалось у гребенника *Cynosurus cristatus* L. (Wycherley, 1954), лисохвоста лугового *Alopecurus pratensis* L. (Лейсле, 1953) и тимopheевки луговой *Phleum pratensis* L. (Ржанова, 1951; Лейсле, 1953, 1956; А. К. Федоров, 1958; Langer, Ryle, 1958).

Вегетативная пролификация колосков в соцветиях, отмеченная этими авторами, имела место лишь при недостаточно продолжительном выдерживании растений в условиях длинного дня. В. И. Разумов (1948) и Ф. Ф. Лейсле (1956) считают, что при этом у растений не заканчивается световая стадия, которая, например, у мятлика лугового и тимopheевки луговой, по данным Разумова, длится 20 и более дней.

Хотя вегетативное израстание колосков в соцветиях луговых злаков известно давно и оно может быть получено экспериментально, процесс метаморфоза колосков в вегетативные побеги не был выяснен. Ивенс (Evans, 1927) у тимopheевки луговой отмечал несколько типов пролификации колосков. Лангер и Райли (Langer, Ryle, 1958) возражают Ивенсу, считая выделенные им типы израстания различными стадиями этого процесса. По данным этих авторов и Е. И. Ржановой (1951), в израстающем колоске тимopheевки луговой появляющийся побег не связан с цветком, а развивается как продолжение оси колоска. Однако в ряде работ, проводившихся с двудольными растениями (Коновалов, 1948, 1949; Лейсле, 1953, 1956; Chouard, 1957), было показано, что при нарушении светового режима в конце морфогенеза соцветия пролификации подвергаются цветки, и при этом больше всего изменяются женские элементы цветка.

При изучении фотопериодических реакций тимopheевки луговой мы также в ряде вариантов постоянно наблюдали вегетативное израстание колосков в султанах. Полученные при этом результаты изучения морфогенеза соцветия свидетельствуют о том, что при пролификации вегетативные побеги могут развиваться из цветочных зачатков.

Методика

Опыты проводились в 1957—1960 гг. Для посева использовались элитные семена тимopheевки луговой сорта 'Красноуфимская 137'. Растения выращивались в глиняных сосудах, наполненных перегнойной почвой. Посев производился весной. В одном опыте в сосуды были пересажены перезимовавшие растения (посев 20 июля 1959 г.). При набивке сосудов и в период вегетации (в середине июля) с поливной водой на 1 кг почвы вносили по 0.2 г N, P₂O₅ и K₂O. Влажность почвы поддерживалась на уровне 60—80% от полной влагоемкости.

После появления всходов в течение различных сроков — до разворачивания 1-го, 2-го, 3-го, 4-го, 5-го, 6-го, 7-го и 8-го листа — растения выращивались на естественном длинном дне, а после достижения указанных фаз переводились в условия 10-часового дня, в которых и оставались до осени. В опытах 1960 г. растения помещались на короткий день через недельные интервалы — 12, 19 и 26 мая, 2, 9, 16 и 23 июня. Укорочение дня достигалось путем накрывания серий сосудов светонепроницаемыми ящиками с 18 до 8 часов.

В день перемещения растений на короткий день исследовалась степень развития зачаточного соцветия. Контролем служили растения, выращиваемые все время на естественном длинном и на 10-часовом дне.

В каждом варианте опытов выделялось для наблюдений по 20 растений (по 5 растений в сосуде), у которых отмечались сроки появления и разворачивания листьев по ярусам, даты колошения и цветения. После выметывания султанов в вариантах на коротком дне производились наблюдения за израстанием соцветий и изучалось строение израстающих колосков.

Результаты исследований

У растений тимopheевки луговой сорта 'Красноуфимская 137', развивающихся при весеннем посеве в условиях длинного дня, уже при разворачивании четвертого листа (через 24—28 дней после появления всходов), наблюдается морфологически выраженный переход побегов первого порядка к плодоношению. На вытянувшемся до 0.6—1.0 мм конусе нарастания побега прекращается дальнейшее образование новых фитомеров и в пазухах заложившихся листовых зачатков (валиков) возникают бугорки меристематической ткани, из которых впоследствии формируются лопасти султана.

Растения, выращивавшиеся в условиях короткого дня, с момента появления всходов и после разворачивания 1-го, 2-го и 3-го листа, когда переход побегов к генеративному развитию морфологически еще не выражен, до конца вегетации оставались в вегетативном состоянии. Если пребывание растений на длинном дне продолжается до фазы разворачивания 4-го листа, когда на конусе нарастания начинают образовываться генеративные бугорки, то часть растений, хотя и с запозданием, может выколашиваться и в условиях неблагоприятного фотопериода. Но у выколосившихся растений в этом варианте во все годы были очень короткие стебли, так что соцветия находились почти у самой поверхности почвы.

При перемещении растений на 10-ти часовой день через 27—34 дня после появления всходов — в фазе разворачивания 5-го листа, когда генеративные бугорки на конусе нарастания в свою очередь начали дифференцироваться на бугорки третьего порядка, наступление фазы колошения по сравнению с растениями в контроле задержалось. Эта задержка в опыте 1957 г. составила 7 дней, а в опыте 1958 г. 12.5 дней. Если же растения на длинном дне оставались еще дольше — до разворачивания 6-го листа, то задержка колошения была меньше: 6.4 дня в 1957 г. и 6.3 дня в 1958 г. Здесь, так же как и в предыдущем варианте, выколашивались только побеги первого порядка. При помещении растений на короткий день после разворачивания 7-го листа (через 35—45 дней после появления

всходов), когда в зачаточных соцветиях главных побегов началось формирование цветков, фаза колошения наступала в то же время, что и у растений, все время развивавшихся на длинном дне.

Растения второго года жизни, выращивавшиеся на коротком дне с 12 и 19 мая, до осени оставались в вегетативном состоянии. Если длинный день предоставлялся в течение 21, 28 и 35 дней, то растения выколашивались и при неблагоприятном фотопериоде, но позднее, чем в контроле. Растения, развивавшиеся на естественном длинном дне в течение 42 дней и помещенные после этого в условия короткого дня, выколосились и зацвели одновременно с растениями, все время развивавшимися на длинном дне, но семян не образовали.

У всех растений тимофеевки луговой, у которых срок пребывания на длинном дне на первом году жизни был ограничен 24—39 днями или на втором году жизни 21—35 днями, и выколосившихся в условиях короткого дня, соцветия после выхода их из влагалища последнего листа израстали в различной степени.

При помещении растений на короткий день в фазе развертывания 4-го и 5-го листа вегетативная пролификация колосков имела место у боль-



Рис. 1. Соцветие тимофеевки луговой, выращивавшейся на 10-часовом дне после развертывания 5-го листа (с 13 июня по 1 сентября). Гербарный экземпляр, собран 13 сентября 1957 г.

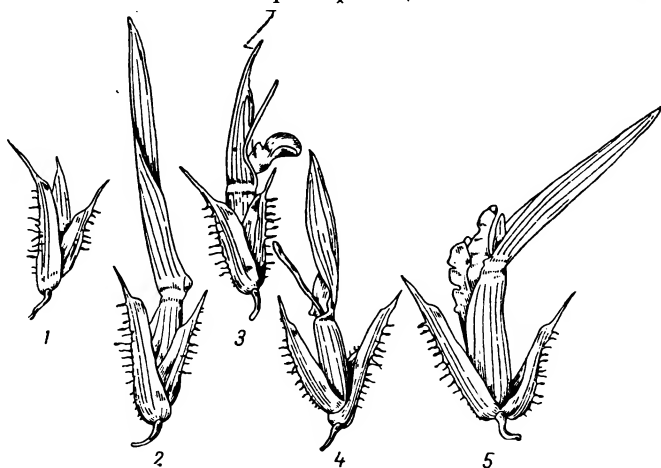


Рис. 2. Израстающие колоски в соцветиях тимофеевки луговой.

Объяснения в тексте.

шинства растений по всей длине султана, а у некоторых растений — только в верхней и нижней частях соцветия. При более продолжительном вы-

держивании растений на длинном дне (до разворачивания 6-го листа) израстающих колосков было меньше, причем израстали колоски только в основании и в верхней части султана. При выращивании на 10-часовом дне после разворачивания 7-го и 8-го листа главные побеги растений имели внешне нормальные соцветия, но у побегов второго порядка соцветия израстали, как и у главных побегов растений, помещенных раньше на короткий день.

В опытах 1957 г. воздействие коротким днем было прекращено 1 сентября при естественной длине дня, равной 14 часам. Исключительно

жаркая погода, которая стояла в этом году в августе и сентябре, благоприятствовала росту побегов, образовавшихся в соцветиях. Многие из них развились до такой степени, что успели выколоситься и зацвести (рис. 1). Часть укоренившихся осенью изросших колосков после перезимовки образовала вполне нормальные растения.

Внешние признаки израстания соцветий у тимopheевки луговой в условиях неблагоприятного фотопериода появляются спустя некоторое время после выколашивания. В колосках с нормальными на вид колосковыми чешуями становится заметной позеленевшая нижняя цветочная чешуя. Она увеличивается в размерах и превращается в лист с влагалищем, язычком и пластинкой (рис. 2). При вскрытии влагалища можно было обнаружить внутреннюю (верхнюю) цветочную чешую, прикрывающую цветок. Тычинки во многих израстающих колосках не выходили из влага-



Рис. 3. Израстающий колосок в соцветии тимopheевки луговой. Из влагалища изросшей в лист нижней цветочной чешуи выходят одновременно три пыльника, превращающиеся в листовые пластинки.

лица превратившейся в лист нижней цветочной чешуи, но в ряде случаев было видно, как один или все три пыльника превращались в зеленые листовые пластинки (рис. 2, 3, 5; рис. 3).

В некоторых колосках из влагалища первого зеленого листа (нижней цветочной чешуи) появлялись один или два круглых зеленых отростка в виде ости (рис. 2, 3, 4). Е. И. Ржанова (1951), также наблюдавшая появление таких отростков в колосках тимopheевки, считает, что это разросшаяся ось колоска. По нашему мнению эти остревидные отростки представляют собой разросшиеся лодикулы. Они пустотелы, как перо лука, отходят из пазух цветочных чешуй, основание у них несколько расширено, но в нем никакого зачаточного побега с точкой роста обнаружено не было.

При рассмотрении большого числа колосков на разных этапах израстания удалось выявить впервые отмечаемый здесь факт пролификации пестика в цветке тимopheевки луговой. После удаления изросших цветочных чешуй и изросших или неизмененных тычинок был виден пестик, у которого плодolistик, образующий завязь, легко раскручивался при препарировании. В некоторых колосках на верхушке плодolistика были хорошо заметны остатки рыльца. В других израстающих колосках рыльца,

не успев принять перистую форму, уплощались и зеленели, превращаясь в одну или две листовые пластинки при одном влагалище, которым становилась завязь. После раскручивания плодolistика был виден окруженный зачаточными листьями конус нарастания вегетативного побега (рис. 4).

В некоторых колосках никаких органов цветка не образовывалось. После удаления колосковых чешуй, израстающей нижней цветочной чешуи и верхней цветочной чешуи обнаруживался зачаточный побег (рис. 5).

В 1960 г. за формированием соцветия мы следили с момента помещения растений на короткий день. 2 июня колосковые бугорки с зачаточными

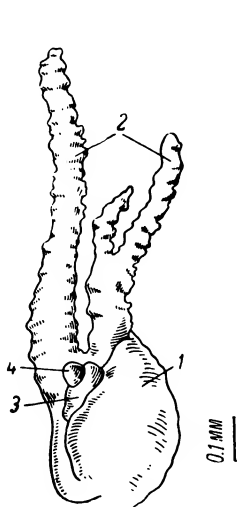


Рис. 4. Израстание пестика в цветке тимфеевки луговой.

1 — завязь; 2 — уплощенные позеленевшие рыльца; 3 — зачаточный зеленый лист (удален); 4 — конус нарастания побега.

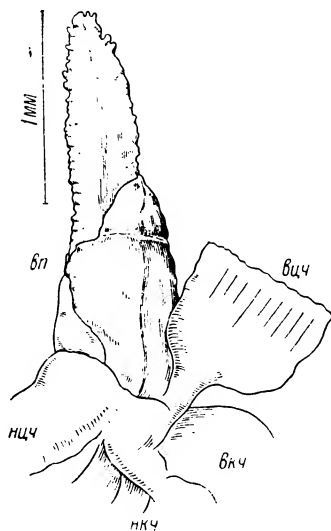


Рис. 5. Израстающий колосок в соцветии тимфеевки луговой.

нкч — нижняя колосковая чешуя; 6лч — верхняя колосковая чешуя; нкч — нижняя цветочная чешуя, превратившаяся в лист; вкч — верхняя цветочная чешуя; 6п — зачаточный вегетативный побег.

колосковыми чешуями и нижней цветочной чешуей в виде валиков наблюдались среди более дифференцированных колосков эмбрионального соцветия. К 16 июня, через две недели выращивания тимфеевки на коротком дне, в соцветиях имелись как колоски со всеми зачаточными элементами цветка, так и колоски только с колосковыми чешуями и разрастающимися цветочными чешуями. Здесь меристематические бугорки, вместо того чтобы образовать цветок, на коротком дне дали листовые образования, как у живородящей формы *Poa bulbosa* L. (Пополина, 1960).

Обсуждение результатов

Как было выше показано, развитие тимфеевки луговой протекает не одинаково при воздействии ненормального фотопериода на разных этапах морфогенеза соцветия. Когда растения помещаются на короткий день еще в период пребывания конуса нарастания побега в вегетативной фазе, то имеет место лишь повторное воспроизведение листьев или «рост-дифференциация» (Дворянкин, 1955). При прекращении воздействия длинного дня после перехода побегов к генеративному развитию растения, хотя и с запозданием, могут образовать соцветия.

При нормальном ходе развития растений в условиях длинного дня образующиеся на конусе нарастания побега генеративные бугорки диф-

ференцируются на бугорки третьего и последующих порядков, которые развиваются в зачатки колосков, а в них возникают зачатки органов цветка. Все боковые точки роста формирующегося соцветия постепенно достигают последнего этапа дифференциации — образования макро- и микроспор. При этом, как показала М. М. Лодкина (1952), в зачатках пыльников остаток меристемы целиком превращается в материнские клетки пыльцы, а, по данным В. А. Суркова (1950), при развитии колоса озимой ржи верхушечная меристема оси цветочного зачатка превращается в ядро семязпочки.

Поскольку формирование соцветия у тимофеевки луговой идет постепенно, эмбриональные колоски в каждый данный момент находятся на разных этапах морфогенеза. При недостаточной продолжительности выращивания растений на длинном дне меристема у многих цветочных зачатков не успевает достигнуть последнего этапа дифференциации. В условиях неблагоприятного фотопериода она снова начинает образовывать зачатки листьев, что и приводит к вегетативной пролификации колосков.

По мере удлинения срока пребывания растений на длинном дне количество израстающих колосков на коротком фотопериоде уменьшается, причем способность к пролификации дольше всего сохраняется у колосков, формирующихся в верхней и нижней частях соцветия. Это объясняется тем, что генеративные бугорки в нижней и в верхней частях конуса нарастания начинают закладываться позднее, чем в его средней части (Evans a. Grover, 1940; Киршин, 1958), и до начала формирования пестика и семязпочки в цветочных зачатках, расположенных здесь, проходит больше времени. Поэтому даже при сравнительно продолжительном выращивании в условиях длинного дня (35—39 дней) отставшие в своем развитии колоски израстают на неблагоприятной длине дня.

В зависимости от того, на каком этапе дифференциации точек роста соцветия растения тимофеевки попадут в условия неблагоприятного фотопериода, форма израстания колосков будет различной. В колосках может израсти и превратиться в зеленый лист только нижняя цветочная чешуя, без образования вегетативного побега. Если условия короткого дня предоставить формирующемуся колоску на более ранних этапах его дифференциации, то в зеленые листья смогут превратиться зачатки тычинок, пестика и покровов семязпочки. Меристема цветочной оси при этом становится конусом нарастания вегетативного побега.

Таким образом, условия длинного дня необходимы растениям тимофеевки луговой для осуществления детерминации и для начала формирования всех органов соцветия. Меристема боковых точек роста соцветия, формирующегося в нормальных условиях, при изменении фотопериодического режима может снова возвратиться к воспроизведению вегетативных органов, как это для ряда растений было показано еще Клебсом (1905).

Выводы

1. Вегетативное израстание колосков в соцветиях тимофеевки луговой при переносе ее в условия короткого дня имеет место только в том случае, если на длинном дне произошел переход к генеративному развитию, но морфогенез соцветия еще не закончился.

2. В зависимости от фазы морфогенеза соцветия, на которой растения попадают под действие ненормального фотопериода, те или иные зачатки органов цветка могут превращаться в зеленые листья. Недифференцированная верхушечная меристема цветочного зачатка при этом может стать конусом нарастания вегетативного побега.

ЛИТЕРАТУРА

Д в о р я н к и н Ф. А. (1955). О некоторых закономерностях развития и роста растений. В кн.: Этапы формирования органов плодоношения злаков, 1. — К и р ш и н И. К. (1958). Цикл сезонного развития многолетних злаковых трав на Сред-

нем Урале. — К л е б с Г. (1905). Произвольное изменение растительных форм. В кн.: К. А. Тимирязев, Соч., VI, 1939 : 291—454. — К о н о в а л о в И. Н. (1948). Материалы к выяснению морфологической сущности явлений пролификации. Бот. журн. СССР, 5. — К о н о в а л о в И. Н. (1949). О причинах возникновения явлений пролификации цветков с точки зрения стадийного развития растений. ДАН СССР, 66, 4. — Л е й с л е Ф. Ф. (1953). Влияние светового и температурного факторов на расселение и изменчивость растений в свете стадийного развития. Сообщ. 4. Морфологические изменения растений, вызываемые нарушением условий в конце световой стадии. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, Экспер. бот., 9. — Л е й с л е Ф. Ф. (1956). Влияние условий прохождения световой стадии на изменение морфологических признаков у некоторых растений. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, Экспер. бот., 11. — Л о д к и н а М. М. (1952). О начальных этапах развития тычинки пшеницы и лилии в связи с теорией стадийного развития. ДАН СССР, 83, 4. — П о п о л и н а Т. Г. (1960). Морфологические особенности формирования органов плодоношения у *Poa bulbosa* L. Бот. журн., 7. — Р а з у м о в В. И. (1948). Из наших послевоенных работ в области физиологии растений. Агробиол., 3. — Р а з у м о в В. И. и М. И. С м и р н о в а. (1936). Хибины как естественная лаборатория для изучения физиологии развития растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., сер. XV, 5. — Р ж а н о в а Е. И. (1951). Об изменчивости признаков тимopheевки луговой в зависимости от световых условий. Агробиол., 5. — С у р к о в В. А. (1959). Физиолого-морфологические предпосылки ветвления колоса ржи 'Вятка'. Уч. зап. Лен. гос. пед. инст. им. А. И. Герцена, 192. — Ф е д о р о в Ал. А. (1958). Тератология и формирование у растений. — Ф е д о р о в А. К. (1958). Израстание соцветия у тимopheевки луговой. Природа, 6. — Ц у л в. П. (1953). Органы размножения житняка. Тр. Одеск. с.-х. инст., 6, 1. — Ш у л ь ц Г. Э. (1939). Случай экспериментальной вивипарии у злака. Бот. журн., 3. — A r b e r A. (1934). The *Gramineae*. Cambridge Univ. Press. — C h o u a r d P. (1957). Reversibilité de l'état reproductif à l'état végétatif par le photopériodisme, et production expérimentale de fleurs prolifères chez *Anagallis arvensis*. C. R. Acad. Sci., 24, 25 : 2351—2353. — E v a n s M. W. (1927). The Life History of Timophy. U. S. Dept. Agr. Bull., 1450 : 56. — E v a n s M. W. a. F. O. G r o v e r. (1940). Developmental morphology of the growing point of the Shoot and the Inflorescence in Grasses. Journ. Agr. Res., 61, 7 : 481—520. — L a n g e r R. H. M., G. J. A. R y l e. (1958). Vegetative Proliferations in herbage Grasses. Journ. Brit. Grassl. Soc., 13, 1 : 29—33. — P h i l i p s o n W. R. (1934). The morphology of the lemma in Grasses. New Phytol., 33 : 359—361. — T i n c k e r M. A. H. (1925). The Effect of Length of Day upon the Growth and Reproduction of some Economic Plants. Ann. Bot., 39, 156 : 721—754. — T o u m e y J. W. (1891). Peculiar forms of proliferation in Timophy. Bot. Gaz., XVI : 346—347. — W y c h e r l e y P. R. (1954). Vegetative Proliferation of Floral Spikelets in British Grasses. Ann. Bot., 18, 69 : 119—127.

Уральский государственный
университет,
г. Свердловск.

ON THE VEGETATIVE PROLIFICATION OF INFLORESCENCES IN PERENNIAL GRAMINEAE

By I. K. Kirshin

SUMMARY

Vegetative proliferation of spikelets in the inflorescences of *Phleum pratensis* L. takes place in the cases of too early change from long to short day. However, this phenomenon is observed only if the morphogenesis of the inflorescence had not been completed under short day. The character of proliferation and the flower parts that are transformed into green leaves depend on the stage of morphogenesis during which the change to abnormal photoperiod takes place. The non-differentiated apical meristem of the flower primordium may become the growing point of a vegetative shoot.

Л. Н. Новичкова-Иванова

СМЕНЫ СИНУЗИЙ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ЗЕМЛИ ФРАНЦА-ИОСИФА

С 2 рисунками

(Получено 25 VII 1961)

Водоросли островов Северного Ледовитого океана и материковой части Арктики изучены крайне мало. Далеко неполные исследования, проведенные в конце XIX и начале XX века, посвящены преимущественно пресноводным водорослям. Внимание исследователей привлекает альгофлора вод как аляскинско-североканадской части Арктики (см.: Prescott, 1953, 1959), так и северной части Евразии (см.: Воронихин, 1930, 1934, 1936; Косинская, 1934, 1936; Цинзерлинг и Косинская, 1935). В последнее время некоторое внимание уделяется почвенным водорослям материковой тундры (Громов, 1956; Кошелева и Новичкова, 1958; Дорогостайская, 1959).

Специально систематике и частично экологии пресноводных водорослей Земли Франца-Иосифа посвящены работы Е. К. Косинской (1933) и П. П. Ширшова (1935). Последний автор вслед за Н. Н. Воронихиным (1930) особо выделяет небольшую главу о сообществах наземных водорослей. На Земле Франца-Иосифа (о-ва Скотт-Кельти и Гукера) Ширшов выделяет более 10 видов водорослей с вневодным местообитанием: на базальтах — пленки из *Phormidium molle* var. *tenuis* и *Ph. subfuscum* с пакетиками *Protococcus viridis*; на глинистых поверхностях — пленки из *Phormidium uncinatum*; на влажных мхах среди камней — *Prasiola crispa*, пленки *Nostos commune* и обильные диатомовые.

Крайне недостаточная изученность почвенных водорослей Арктики делает невозможным осуществление эколого-флористического анализа, но представляет большой интерес определение циркумполярного распространения видов и степени проникновения почвенных водорослей умеренной зоны в Арктику. Следует также учитывать, что в области вечных льдов, где проталины и открытые грунты занимают ничтожный процент поверхности, жизнь низших растений (водорослей, грибов, лишайников, а также мхов) играет особенно важную роль. Развитие этих организмов и бактерий в грунтах и почвах Арктики (Казанский, 1932; Исаченко и Симакова, 1934; Левинская и Мамичева, 1936; Егорова, 1938; Крисс, 1947; McBee a. McBee, 1956; Boyd, 1958) определяет интенсивность и направленность первых стадий почвообразовательного процесса и необходимую трансформацию веществ, обеспечивающую поддержание почвенного плодородия.

Наши исследования почвенной альгофлоры проведены на материалах В. Д. Александровой, собранных в июле 1959 г. на о. Земля Александры и любезно предоставленных нам для обработки вместе с геоботаническими описаниями и описаниями почвенных разрезов, произведенными ею в местах сбора альгофлоры. Земля Александры расположена менее чем в 9° от северного полюса и представляет крайнюю северо-западную часть архипелага Земли Франца-Иосифа. На равнинной части этого острова к концу летнего периода отдельные участки освобождаются от снега и льда, уровень мерзлоты снижается, что делает ряд местообитаний благоприятными для развития растений. Нами были изучены ценозы и синузии почвенных водорослей следующих вариантов арктических пустынь, относящихся

скорее всего к травяно-моховому типу с очень скудной цветковой флорой (Сочава и Городков, 1956): полигональная полярная пустыня, моховая полигональная полярная пустыня, мохово-лишайниковая полярная пустыня.

Одну из начальных стадий заселения суглинисто-иловатых отложений можно наблюдать в полигональной полярной пустыне (рис. 1).

По данным В. Д. Александровой, здесь лишь очень незначительная площадь полигона, чаще у трещин, занята маленькими дернинками *Phippsia*



Рис. 1. Полигональная полярная пустыня. (Фот. В. Д. Александровой).

algida, корочками накипных лишайников и немногочисленными экземплярами мхов. Остальная часть полигона в виде обнаженного суглинка представляет собой арену, на которой формируется пионерное сообщество почвенных водорослей. Методом водных и почвенных культур обнаружено, что это одна из первых стадий заселения обнаженного субстрата и что формирующийся ценоз почвенных водорослей характеризуется большим видовым разнообразием их. Последнее скорее всего объясняется исключительной приспособленностью водорослей к перенесению неблагоприятных условий и отсутствием конкуренции со стороны других низших и высших растений. Сообщество состоит из 35 видов (см. таблицу, опис. 17), из них 11 синезеленых, 8 зеленых, 8 желтозеленых, 7 диатомовых и 1 вид эвгленовых. Доминирует синезеленая водоросль *Phormidium uncinatum* с субдоминантами из типа желтозеленых водорослей *Botrydiopsis arhiza* и *Heterococcus chodatii*. В виде примеси встречаются многочисленные створки диатомовой водоросли *Hantzschia amphioxys*. *Phormidium uncinatum* вообще характерен для глинистых и суглинистых грунтов и обра-

**Систематический список почвенных водорослей полярных
полигональных пустынь о. Земля Александры**

Виды	Начальная стадия, полиго- нальная пустыня	Промежуточ- ная стадия, моховая пустыня	Климаксовая стадия, мо- хово-лишай- никовая пустыня	Частный вариант, суглини- стый ме- дальон в камени- стой сети
	описания			
	17	11	9	28
<i>Cyanophyta</i>				
<i>Microcystis pulverea</i> (Wood) Forti	—	П	—	—
f. <i>irregularis</i> (B.-Peters.) Elenk. .	—	C ₁	—	—
<i>Aphanothece microscopica</i> Näg. . . .	—	—	—	—
<i>A. saxicola</i> Näg. f. <i>minutissima</i>	—	C ₁	A ₁ ¹ —A ₁ ²	—
(W. West) Elenk.	—	—	A ₁ ¹ —A ₁ ²	—
<i>Eucapsis minor</i> (Skuja) Hollerb. . .	—	—	—	—
<i>Amorphonostoc punctiforme</i> (Kütz.)	—	П	П	—
Elenk.	—	П	П	—
<i>A. paludosum</i> (Kütz.) Elenk. . . .	—	—	—	—
<i>Stratonostoc linckia</i> (Roth) Elenk. .	—	A ₁ ¹ —A ₁ ²	П	П
<i>S. commune</i> (Vauch.) Elenk.	—	—	П	—
<i>Anabaena laxa</i> (Radenh.) A. Br. . .	—	П	—	—
<i>Anabaena</i> sp. ster.	—	A ₁ ¹	—	—
<i>Scytonema crispum</i> (Ag.) Born. . .	—	П	—	—
<i>S. hofmanni</i> Ag.	—	П	П	—
<i>Tolypothrix tenuis</i> Kütz. f. <i>terrest-</i>	П	—	—	—
<i>ris</i> B.-Peters.	—	—	—	—
<i>T. conglutinata</i> Borzi	—	ПА ₁ ¹ —A ₁ ²	П	—
<i>Calothrix elenkinii</i> Kossinsk. . . .	—	A ₁ ¹ —A ₁ ²	—	—
<i>Oscillatoria pseudogeminata</i> G.	—	П	—	—
Schmid.	—	—	—	—
<i>O. deflexoides</i> Elenk. et Kossinsk.	П	П	ПА ₁ ¹	—
<i>O. animalis</i> Ag.	П	—	П	—
<i>Phormidium foveolarum</i> (Mont.)	—	—	П	—
Gom.	—	П	П	—
<i>Ph. jenckelianum</i> G. Schmid.	—	—	—	—
<i>Ph. ambiguum</i> Gom. f. <i>novae-semliae</i>	П	—	—	—
(Schirsch.) Elenk.	П	—	—	—
<i>Ph. autumnale</i> (Ag.) Gom.	П	—	—	—
<i>Ph. uncinatum</i> (Ag.) Gom.	П	П	ПА ₁ ¹	—
<i>Lyngbya aestuarii</i> (Mert.) Liebm.	П	—	—	—
f. <i>antarctica</i> (F. E. Fritsch.)	П	П	—	—
Elenk.	—	—	—	—
<i>Schizothrix friesii</i> (Ag.) Gom. . . .	—	—	—	—
<i>Microcoleus tenerimus</i> Gom.	П	—	—	—
<i>M. paludosus</i> (Kütz.) Gom.	П	—	—	—
<i>Plectonema gracillimum</i> (Zopf) Hansg.	П	A ₁ ¹ —A ₁ ²	ПА ₁ ¹ A ₁ ¹ —A ₁ ²	П
<i>P. nostocorum</i> Born.	ПА ₁ ¹ —A ₁ ²	—	—	—
<i>Chlorophyta</i>				
<i>Chlamydomonas clatrata</i> (Korsh.)	—	—	П	—
Pascher	—	—	A ₁ ¹	—
<i>Ch. macroplastida</i> Lund.	—	—	—	—
<i>Ch. oblonga</i> Anach.	A ₁ ¹ —A ₁ ² C ₁	ПА ₁ ¹ —A ₁ ² C ₂	ПА ₁ ¹ C ₂	—
<i>Ch. oblongella</i> Lund.	П	ПА ₁ ¹ —A ₁ ²	—	—
<i>Ch. obtusata</i> Korsch.	—	—	П	—

Продолжение

Виды	Начальная стадия, полиго- нальная пустыня	Промежуточ- ная стадия, моховая пустыня	Климаксовая стадия, мо- хово-лишай- никовая пустыня	Частный вариант, суглини- стый ме- дальон в камени- стой сети
	описания			
	17	11	9	28
<i>Ch. sectilis</i> Korsch.	—	—	П	—
<i>Ch. snowiae</i> Printz	П	$A_1^1 - A_1^2$	$ПА_1^1$	—
<i>Ch. snowiae</i> Printz var. <i>palmelloides</i> Lund.	—	—	$ПА_1^1 A_1^1 - A_1^2 C_1 C_2$	—
<i>Chlamydomonas</i> sp.	—	—	—	П
<i>Palmella microscopica</i> Korsch. . . .	—	C_1	$ПC_1 C_2$	—
<i>P. miniata</i> Leibl.	—	$C_1 C_2$	—	П
<i>Coccomyxa solorinae</i> Chodat. . . .	—	C_2	$ПА_1^1 A_1^1 - A_1^2$	П
<i>Chlorococcum humicola</i> (Näg.) Ra- benh.	—	$ПА_1^1 C_1$	П	П
<i>Ch. infusionum</i> (Schränk) Menegh. .	П	$ПА_1^1 A_1^1 - A_1^2 C_1$	$ПC_1$	—
<i>Muriella</i> sp.	—	—	—	П
<i>Characium simplex</i> Korsch.	П	—	—	—
<i>Chlorella vulgaris</i> Beijer.	П	$ПА_1^1 - A_1^2$	$ПА_1^1 A_1^1 - A_1^2 C_1$	П
<i>Ch. terricola</i> Hollerb.	$A_1^1 - A_1^2$	$A_1^1 - A_1^2$	—	—
<i>Ulothrix subtilissima</i> Rabenh. . . .	—	$ПА_1^1 - A_1^2$	—	—
<i>U. variabilis</i> Kütz.	—	$ПА_1^1 - A_1^2$	$A_1^1 - A_1^2$	—
<i>Hormidium fluitans</i> (Gay) Heering.	—	$A_1^1 - A_1^2$	—	—
<i>Gloeotila protogenita</i> Kütz.	—	$A_1^1 - A_1^2$	$A_1^1 - A_1^2$	—
<i>Gl. scopulina</i> (Hazen) Heering. . .	—	—	$A_1^1 - A_1^2$	—
<i>Stichococcus chodatii</i> (Bial.) Heering.	—	—	$ПА_1^1 - A_1^2$	—
<i>S. minor</i> Näg.	П	$ПА_1^1 - A_1^2$	$ПА_1^1 - A_1^2$	—
Xanthophyta				
<i>Choridella neglecta</i> Pasch.	П	П	—	—
<i>Botrydiopsis arhiza</i> Borzi	П	$ПА_1^1 A_1^1 - A_1^2$	$ПА_1^1 A_1^1 - A_1^2$	П
<i>Monodus</i> sp.	П	—	—	—
<i>Characiopsis malleus</i> Pascher . . .	П	—	—	—
<i>C. minima</i> Pascher	П	—	—	—
<i>Heterothrix exilis</i> Pascher	П	—	—	—
<i>Bumilleria</i> sp.	—	—	$A_1^1 - A_1^2$	—
<i>Tribonema vulgare</i> Pascher	П	П	П	—
<i>Heterococcus chodatii</i> Vischer . . .	П	П	A_1^1	П
Euglenophyta				
<i>Euglena</i> sp.	—	—	П	—
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr. . . .	П	П	—	—
Bacillariophyta				
<i>Eunotia praeupta</i> Ehr.	—	—	$A_1^1 - A_1^2$	—
<i>E. praeupta</i> Ehr. var. <i>musciicola</i> B.-Peters.	—	$A_1^1 - A_1^2$	$A_1^1 - A_1^2$	—
<i>Navicula atomus</i> (Näg.) Grun. . . .	—	—	$A_1^1 - A_1^2$	—

Продолжение

Виды	Начальная стадия, по- лигональ- ная пустыня	Промежуточ- ная стадия, моховая пустыня	Климатическая стадия, мохово- лишайниковая пустыня	Частный вариант, суглини- стый ме- дальон в камени- стой сети
	описания			
	17	11	9	28
<i>N. cincta</i> (Ehr.) Kütz.	—	$A_1^1-A_1^2$	—	—
<i>N. dicephala</i> (Ehr.) W. Sm.	—	—	$A_1^1-A_1^2$	—
<i>N. lagerstedii</i> Cl.	П	—	—	—
<i>N. microcephala</i> Grun.	П	—	П	—
<i>N. minima</i> Grun. var. <i>atomoides</i> (Grun.) Cl.	П	П	П	—
<i>N. pupula</i> Kütz.	—	—	—	П
<i>N. schoenfeldii</i> Hust.	П	$A_1^1-A_1^2$	$A_1^1 A_1^1-A_1^2$	—
<i>N. subtilissima</i> Cl.	—	—	$П A_1^1-A_1^2$	—
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	—	$П A_1^1 A_1^1-A_1^2 C_1$	$П A_1^1$	—
<i>P. interrupta</i> W. Sm. f. <i>minutissi-</i> <i>ma</i> Hust.	—	—	$A_1^1-A_1^2$	—
<i>P. microstauron</i> (Ehrh.) Cl.	—	—	$A_1^1-A_1^2$	—
<i>P. molaris</i> Grun. f. <i>lapponica</i> Möl- der	$П A_1^1-A_1^2$	—	—	—
<i>P. undulata</i> Greg.	П	—	—	—
<i>Hantzschia amphiozys</i> (Ehr.) Grun.	П	$A_1^1-A_1^2$	$П A_1^1-A_1^2$	П

Примечание. П — поверхность; A_1^1 — под корочкой напочвенных лишайников, $A_1^1-A_1^2$ — 0—5 см; C_1 — на глубине 10—20 см; C_2 — на глубине 25—34 см.

зует пленки темно-зеленого цвета. Желтозеленые *Botrydiopsis arhiza* и *Heterococcus chodatii* связаны с наличием кальция; виды рода *Heterococcus*, как отмечает Пашер (Pascher, 1939 : 1001), избегают кислых почв. В водных культурах обильно развивалась протонема мхов, однако она скорее всего образует на почве временную синузию, связанную с избытком увлажнения. Собственно сами мхи фитоценоотического развития на этой стадии еще не получают.

В полигональной арктической пустыне процессом почвообразования захвачены лишь отдельные участки самых верхних сантиметров грунта. Профиль таких примитивных почв характеризуется отсутствием сплошных генетических горизонтов; последние вмещаются в материнскую породу отдельными «карманами» и, как правило, имеют незначительную вертикальную протяженность. Однородный коричневого цвета суглинок C_1 (0—31 см), выходящий на значительном протяжении на поверхность, под корочкой налипных лишайников и под дернинками *Phippsia algida* замещается горизонтами A_1^1 и A_1^2 (0—4—8 см). Методом водных культур в горизонтах $A_1^1-A_1^2$ было обнаружено всего 4 вида водорослей (см. таблицу, опис. 17); доминировала *Chlamydomonas oblonga*. Сопутствующая ей *Ch. terricola*, так же как доминант, не была обнаружена на поверхности. На глубине 15—22 см, в толще горизонта C_1 , который включает небольшое количество корней, была обнаружена только одна *Ch. oblonga*. В горизонте C_2 (30—34 см), где еще встречаются единичные корни, никаких признаков присутствия водорослей не наблюдалось. На глубине 34 см в горизонте C_3 начинается мерзлота.

Таким образом, ценоз почвенных водорослей представляется господствующим в арктической полигональной пустыне и характеризуется большим видовым разнообразием. Доминируют синезеленые водоросли при

значительном участии представителей желтозеленых и полном отсутствии зеленых нитчаток. Вертикальная протяженность синузии крайне невелика. Водоросли обильно развиваются на суглинке в пределах верхних миллиметров (33 вида); при проникновении в глубь почвенного профиля число их резко сокращается, часто до одного вида (рис. 2).

В моховой полигональной пустыне, где по данным В. Д. Александровой большую роль играют мхи и цветковые растения (см. таблицу, опис. 11), синузия почвенных водорослей получает свое дальнейшее развитие. Синузия образована 45 видами водорослей; по количеству видов и по обилию

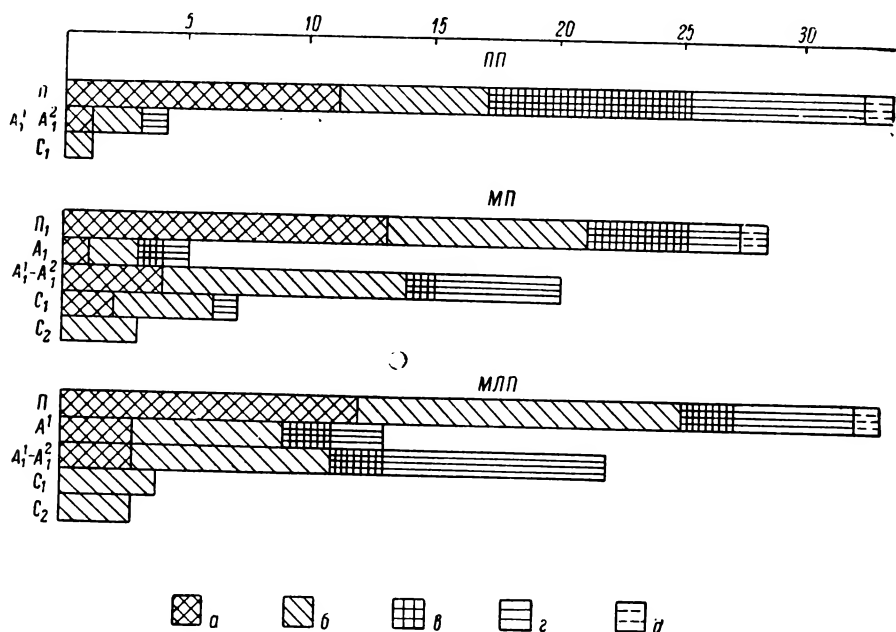


Рис. 2. Распределение водорослей в профиле почв полярных пустынь.

ПП — полигональная полярная пустыня, МП — моховая полигональная полярная пустыня; МЛП — мохово-лишайниковая полигональная полярная пустыня; П — поверхность. Водоросли: а — синезеленые, б — зеленые, в — желтозеленые, г — диатомовые, д — эвгленовые. По горизонтальной шкале — число видов.

зеленые и синезеленые водоросли представлены почти одинаково: синезеленых 19, зеленых 15, желтозеленых 4, диатомовых 6 и эвгленовых 1. На поверхности обнаружено 28 видов водорослей; доминируют: синезеленая водоросль *Phormidium uncinatum*, пионерный и господствующий вид на обнаженном суглинке, и нитчатая зеленая водоросль *Ulothrix variabilis*. Характерно, что помимо разнообразия зеленых нитчаток появляются, а местами достигают значительного обилия представители из порядка *Nostocales* — *Amorphonostoc punctiforme*, *A. paludosum*, *Anabaena laxa*, *Scytonema crispum*, *S. hofmannii*, *Tolypothrix conglutinata*. Непосредственно под короткой накипной лишайников (горизонт A_1^1) в синузии почвенных водорослей происходит резкое сокращение видового разнообразия. В основном здесь развиваются в очень незначительном количестве зеленые одноклеточные водоросли. Напротив, под моховой дерниной, в горизонтах A_1^1 и частично A_2^1 , охватывающих обычно слой до 2 см, иногда до 8 см, кроме одноклеточных зеленых обильно развиваются зеленые нитчатые. Всего в горизонтах A_1^1 — A_2^1 обнаружен 21 вид; доминируют *Ulothrix variabilis*, *U. subtilissima*, *Gloeotila protogenita* и *Chlamydomonas oblonga*. В толще горизонта C_1 на глубине 10—22 см методом водных и почвенных культур обнаружено 7 видов водорослей. В основном это одиночные клетки или клетки в общей гомогенной слизи (см. таблицу, опис. 11)

с низким показателем обилия. Аналогичная картина наблюдалась и в нижележащем горизонте на глубине 28—34 см. В горизонте C_2 было всего 3 зеленых водоросли с крайне низкой отметкой обилия. Небольшие слизистые расплывающиеся скопления бледно-зеленого цвета по уровню питательного раствора в колбах или едва заметный невооруженным глазом зеленоватый налет на поверхности суглинка в чашках Петри, образованные *Palmella miniata*, *Coccomyxa solorinae*, и *Chlamydomonas oblonga*, представлялись чрезвычайно незначительными по сравнению с темно-зелеными пленками водорослей, характеризующих верхние горизонты. Степень вероятности активной жизнедеятельности водорослей в толще почвенного слоя невелика. Однако отмечается приуроченность водорослей к корневым ходам и разрастание их в зоне ризосферы (Зауер, 1956; Штина, 1956, 1957). Нами обнаружено господство одноклеточных зеленых водорослей, особенно протококковых и хламидомонад, в средней и нижней частях почвенного профиля. Сравнительно мало проникают в глубь почвы нитчатые формы синезеленых водорослей, что объясняется, вероятно, трофическими особенностями этих групп и большой плотностью грунта. По этому поводу существуют и другие точки зрения, также не получившие еще экспериментального подтверждения.

Синузия почвенных водорослей моховой полигональной полярной пустыни характеризуется не только большим видовым разнообразием, но и более равномерным распределением водорослей по вертикали по сравнению с полигональной пустыней. Проникновение водорослей вглубь пропорционально степени генетической зрелости почвы. Как показали наши исследования в моховой полярной пустыне, на поверхности было обнаружено 28 видов водорослей, в горизонтах A_1^1 — A_2^1 21 вид, в горизонте C_1 7 видов, в слое 28—34 см, т. е. в горизонте C_2 , 3 вида; в то же время синузальное строение ценоза водорослей полигональной пустыни, — пионерного сообщества на обнаженных субстратах, — отличается чрезвычайно малой вертикальной протяженностью: на поверхности 33 вида, в горизонте A_1^1 под корочкой накипных лишайников и под дернинками *Phippsia algida* 4 вида, в слое C_1 1 вид, в слое C_2 водорослей обнаружено не было (рис. 2).

Мохово-лишайниковые полярные пустыни (см. таблицу, опис. 9) могут рассматриваться как климаксовые. В них увеличивается число цветковых, появляется мак *Papaver polare*, растение с довольно развитой стержневой корневой системой, однако господствующее положение продолжают занимать споровые растения. Процесс почвообразования все еще носит черты примитивности, но намечается структурность почвы, несколько увеличивается гумифицированность, горизонт A_1^1 имеет почти сплошное распространение, подпочва C_1 в виде неизмененного плотного суглинка еще местами выходит на поверхность, горизонт A_2^2 по-прежнему представлен отдельными вместилищами, лишь несколько большими по объему.

Синузия почвенных водорослей в мохово-лишайниковой полярной пустыне состоит из 48 видов, причем число видов зеленых водорослей достигает 35% (17 видов), синезеленых 30% (14 видов), диатомовых 25% (12 видов), желтозеленых 8% (4 вида), эвгленовых 2% (1 вид) от общего числа видов. На поверхности суглинка и корочке накипных лишайников обнаружено 33 вида водорослей, из них 12 синезеленых, 13 зеленых, 2 желтозеленых, 5 диатомовых и 1 вид эвгленовых. Здесь доминируют на суглинке синезеленые водоросли *Phormidium uncinatum* и *Oscillatoria deflexoides*, позже к ним присоединяется *Tolypothrix conglutinata*. Обильно представлены синезеленые из порядка *Nostocales* — *Amorphonostoc punctiforme*, *A. paludosum*, *Stratonostoc linckia* и *S. commune*. Ностоки предпочитают более эродированные поверхности, они густо покрывают поверхность слизистых и накипных лишайников, эпифитируют на мхах. Однако наиболее характерной чертой синузии водорослей мохово-лишайниковой

полигональной пустыни является присутствие нескольких видов рода *Chlamydomonas*, среди которых преобладает *Ch. oblonga*. Под корочкой лишайников обнаружены 3 синезеленые водоросли, 2 желтозеленые, 2 диатомовые и 6 зеленых — *Chlorella vulgaris*, *Coccomyxa solorinae*, *Chlamydomonas snowiae*, *Ch. snowiae* var. *palmelloides*, *Ch. oblonga*, *Ch. macroplastica*; хламидомонадам принадлежит господствующее положение. Если непосредственно под корочкой обнаружено всего 13 видов водорослей, то в горизонтах A_1^1 и A_1^2 (0—5 см) количество их возрастает до 22 видов. Доминирует *Chlamydomonas snowiae* var. *palmelloides*, создifikаторами являются нитчатая зеленая *Gloeotila protogenita* и одноклеточная желто-зеленая *Botrydiopsis arhiza*. В слое A_1^1 — A_1^2 обнаружено 9 видов диатомовых водорослей. На глубине 10—20 см в горизонте C_1 найдено 4 вида зеленых водорослей: 3 из класса протококковых и 1 из класса вольвоксовых — хламидомонада. В горизонте C_2 (25—35 см) светло-зеленые слизистые скопления образованы 3 видами зеленых водорослей — *Chlamydomonas snowiae* var. *palmelloides*, *Ch. oblonga* и *Palmella microscopica*.

Таким образом, синузия почвенных водорослей отличается большим флористическим разнообразием. Доминант пионерного сообщества, — *Phormidium uncinatum*, — сохраняет свое эдификаторное значение. Ностоки ограничивают свое распространение только поверхностью. Разнообразие видов и их обилие по профилю почвы сокращается сверху вниз более плавно по сравнению с еще не сложившимися фитоценозами. Обильно развиваются хламидомонады, в толще почвы им принадлежит доминантная роль. Начиная с горизонта A_1^1 , слизистые скопления хламидомонад часто целиком состояли из акинет и цист. Столь широкое распространение хламидомонад, по сравнению с нитчатыми зелеными водорослями в моховой полигональной пустыне, можно связывать с образованием в почве мохово-лишайниковой пустыни торфянистых частиц и соответственно более благоприятной среды для группы хламидомонад. В верхних горизонтах обильно представлена протонема мха. Распространение водорослей в почве достигает уровня вечной мерзлоты. В результате сукцессионных изменений синузия почвенных водорослей мохово-лишайниковой арктической пустыни приобретает ряд черт, характеризующих ее, как синузию сложившегося ценоза.

Своеобразные фитоценозы формируются на небольших суглинистых поверхностях, заключенных среди нагромождения каменных плит (см. таблицу, опис. 23). Благоприятный температурный режим обуславливает здесь развитие большого числа цветковых растений. Почвы этих участков включают большое количество обломочного материала, в связи с чем их можно отнести к примитивным фрагментарным почвам (Богатырев, 1959; Таргульян, 1959). Синузия почвенных водорослей этих фитоценозов оказалась относительно бедной. В поверхностном суглинке обнаружено 12 видов; из них зеленых 6, синезеленых 2, желтозеленых 2, диатомовых 2. Наиболее распространенными были одноклеточные зеленые водоросли *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum humicola*, *Coccomyxa solorinae*, *Chlamydomonas* sp. и желтозеленая водоросль *Botrydiopsis arhiza*, в значительно меньших количествах встречались *Palmella miniata* и *Muriella* sp. Несмотря на значительную гумифицированность, на наличие корней и неразложившихся растительных остатков на поверхности почвы, в чашечных культурах развитие водорослей было крайне слабое. Зеленый налет образован трихомами *Stratonostoc linckia* и одноклеточной зеленой *Chlorococcum humicola*. Альгофлора синузий водорослей суглинистых медальонов в каменных россыпях имеет большое сходство с альгофлорой высокогорий, как это показывают аналогичные данные о распространении одноклеточных зеленых и синезеленых водорослей в примитивных почвах горных массивов Терской Алатау, Памира и Хибин (Одинцова, 1944; Новогрудский, 1950; Глазовская, 1952, Громов, 1956; Ройзин, 1960).

Вышеприведенные исследования позволили сделать некоторые сопоставления. Выявление степени общности по видовому составу служит

хорошим показателем степени близости сукцессионных смен и создает возможность выделять серии сукцессионных рядов. Пионерная стадия водорослевого сообщества (арктическая полигональная пустыня) имеет 19 общих видов (синезеленых 4, зеленых 7, желтозеленых 4, диатомовых 3 и эвгленовых 1) с синузией почвенных водорослей в моховой полигональной пустыне. Степень общности последней с синузией водорослей мохово-лишайниковой полигональной полярной пустыни возрастает в полтора раза. Число общих видов здесь достигает 28 (синезеленых 10, зеленых 10, желтозеленых 3, диатомовых 5), причем следует учесть, что в состав каждой синузии входят всего 45—48 видов. Таким образом, степень общности синузий моховой полигональной и мохово-лишайниковой пустыни (58%) и анализ доминантного состава позволяют рассматривать синузию водорослей моховой полигональной пустыни как субклимаксальную, как качественное состояние, переходящее в свое прямое продолжение.

Вопрос о последовательности смен группы низших пионерных организмов при заселении обнаженных субстратов постоянно привлекал внимание исследователей (см., например: Treub, 1888; Fritsch, 1907; Fritsch a. Salisbury, 1915; Petersen, 1915; Савич, 1921; Booth, 1941; Голлербах, Новичкова и Сдобникова, 1956; Дорогостайская, 1959). В результате детальных биогеохимических исследований установлено, что в высокогорных каменистых пустынях первыми обитателями являются водоросли и бактерии (Одинцова, 1944; Новогрудский, 1950; Глазовская, 1952). Изучая взаимоотношения мхов и лишайников в условиях Хибинских гор, О. Ф. Газе (1936) пришла к выводу, что заселение субстратов зависит от экологических условий и в значительной мере от степени выветренности породы. Автор устанавливает следующую последовательность в формировании напочвенного покрова: открытый субстрат → появление накипных лишайников, единичных листостебельных и печеночных мхов → листостебельные мхи → печеночные мхи (необязательная стадия) → мохово-лишайниковая стадия → лишайниковая стадия → лишайниково-кустарничковая стадия. На значение макроскопической водоросли *Stratonostoc commune* в зарастании обнаженных пятен в зоне полярных пустынь и в тундровой зоне указывал Б. Н. Городков (1956). Подобные наблюдения приводит Б. А. Тихомиров (1957), отмечая, что одновременно с водорослями на голых пятнах развиваются зеленые мхи, печеночники и лишайники.

Несомненно, что отрывочные наблюдения, проведенные в условиях Севера, не могут дать полного представления о сукцессионных сменах, которые испытывают группировки споровых растений. Тем не менее фазы сингенетических сукцессий, отражающие взаимоотношения споровых растений при формировании ценозов на обнаженных поверхностях, описываются в некоторых руководствах по геоботанике (см., например, Быков, 1957: 243—250). Сукцессионные процессы, в частности на каменистых субстратах, проходят в следующей очередности: бактерии и водоросли → лишайники → мхи → цветковые растения. Подобная схема взаимоотношений пионерных организмов на первых стадиях эндодинамических смен является общераспространенной, однако в зависимости от конкретных условий может не всегда быть выдержана указанная последовательность (Газе, 1936). Единичные особи мхов и отдельные слоевища лишайников, как правило, присутствуют в начальных стадиях колонизации обнаженных субстратов, однако в дальнейшем преимущество тех или других представителей споровых растений зависит от целого ряда факторов. Мхи не всегда успешно конкурируют с лишайниками и наоборот. По нашим данным процессы смен ценозов и синузий почвенных водорослей при формировании фитоценозов на суглинисто-иловатых (древнеаллювиальных лагунно-озерных) отложениях в зоне арктических пустынь (о. Земля Александры, архипелаг Земля Франца-Иосифа) представляются в следующей последовательности:

Полигональная полярная пустыня	Моховая поли- гональная полярная пустыня	Мохово-лишай- никовая полиго- нальная поляр- ная пустыня
I стадия	II стадия	Климаксовая стадия
Нитчатые синезеленые (<i>Phormidium</i>) и одноклеточные желтозеленые (<i>Botrydiopsis</i>). Суглинистый медальон в каменистой сети, частный вариант I стадии: одноклеточные зеленые (<i>Chlorococ- cum</i> , <i>Coccomyxa</i>) и желтозеленые (<i>Botrydiopsis</i>).	Нитчатые синезеле- ные (<i>Phormidium</i>) и зеленые (<i>Ulothrix</i>).	Нитчатые синезеле- ные (<i>Phormidium</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Tolypo- thrix</i>) и (дисклеточ- ные зеленые (<i>Chla- mydomonas</i>).

Сообщества водрослей арктических пустынь на обнаженных субстратах являются господствующей растительностью и формируют самостоятель-¹ные микрофитоценозы (I стадия); далее, с появлением слизистых и накипных лишайников и других споровых растений, структура ценозов усложняется, однако в напочвенном покрове водрослевые синузии про-²должают занимать видное место.

Таким образом, широкое распространение почвенных водрослей в исследованном районе подтверждает правильность выделения особого типа растительности — полярной пустыни, принципиально отличного от тунд-³ровых фитоценозов (Александрова, 1950).

Вышеприведенные данные позволяют высказать несколько основных положений.

1. В примитивных почвах арктических пустынь водросли развиваются достаточно интенсивно. Обнаружено 82 вида, разновидности и формы; из них синезеленых водрослей 29, зеленых 25, желтозеленых 9, диатомо-⁴вых 17 и эвгленовых 2. На первых этапах заселения обнаженных поверх-⁵ностей арктических полигональных пустынь водросли являются доминан-⁶тами растительного покрова, первыми гумусообразователями, формирую-⁷щими в самостоятельные ценозы. В результате эндодинамических смен⁸ фитоценоотической роль почвенных водрослей изменяется: при значитель-⁹ном развитии других споровых и семенных растений водросли слагаются¹⁰ в синузии, изменяющиеся как в пространстве, так и во времени и услож-¹¹няющиеся по мере усложнения самих фитоценозов.

2. Первичные ценозы на суглинках богаты в видовом отношении и связаны с синезелеными нитчатыми и одноклеточными желтозелеными водрослями, а на каменистых субстратах — с зелеными протококковыми водрослями.

3. Обилие одноклеточных зеленых водрослей может рассматриваться как характерный признак микрофлоры арктических примитивных почв. Водросли часто пребывают в состоянии цист и акинет. Представители порядка *Nostocales* характерны для климаксовой стадии и, как правило, отсутствуют в начальных сукцессиях.

4. При изучении вертикального распространения водрослей выявлена четкая закономерность резкого сокращения числа особей и количества видов водрослей непосредственно под корочкой накипных лишайников. Далее флористическое разнообразие вновь нарастает в горизонтал¹² А₁¹—А₂¹, а в нижних плотных, слежавшихся горизонтах С вновь умень-¹³шается. Намечается вполне определенная зависимость между степенью¹⁴ распространения водрослей в профиле почв и генетической зрелостью¹⁵ почвы.

5. В почвах арктических пустынь культуральным способом выявлено распространение водрослей вплоть до уровня вечной мерзлоты (30—35 см).

7. В почвах арктических пустынь отмечается повышенное содержание гумуса (Михайлов, 1961). Последнее обязано специфике климатических условий, а для Земли Александры — древнеозерным иловатым суглинкам.

Однако первичные процессы почвообразования, а также накопление гумуса в настоящее время в арктических пустынях происходят преимущественно за счет господствующих здесь споровых растений — водорослей, лишайников и мхов.

8. Анализ флористического состава приводит к выводу, что большое число видов водорослей умеренных широт заходит далеко в Арктику.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. (1950). О содержании понятия «полярная пустыня» как тип растительности. Природа, 9. — Богатырев К. П. (1959). Фрагментарные (грубоскелетные) почвы и их место в общей классификации почв. Почвовед., 2. — Быков Б. А. (1957). Геоботаника. — Воронихин Н. Н. (1930). Водоросли Полярного и Северного Урала. Тр. Лен. общ. естествоиспыт., LX, 3. — Воронихин Н. Н. (1934). Водоросли и их группировки в озерах Имандра и Нотозеро (Кольский полуостров). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, 2. — Воронихин Н. Н. (1936). Водоросли, собранные в окрестностях горной станции Академии наук в Хибинах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, 3. — Газе О. Ф. (1936). К развитию напочвенного покрова в Хибинских тундрах. Спор. раст., 3. — Глазовская М. А. (1952). Рыхлае продукты выветривания горных пород и первичные почвы в нивальном поясе хребта Терской Алатау. Тр. Инст. географ. АН СССР, 49, 2. — Голлербах М. М., Л. Н. Новичкова и Н. В. Сдобникова. (1956). Водоросли такрыов. Сб. «Такрыов западной Туркмении». — Городков Б. Н. (1956). Растительность и почвы о. Котельного (Новосибирский архипелаг). Сб. «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение», 2. — Громов Б. В. (1956). Наблюдения над водорослями примитивных почв некоторых северных районов СССР. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 41. — Дорогая Е. В. (1959). Почвенная альгофлора пятнистых тундр Крайнего Севера. Бот. журн., 3. — Егорова А. А. (1938). Термофильные бактерии в Арктике. ДАН СССР, 19, 8. — Зауер Л. М. (1956). К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, 10. — Исаченко Б. Л. и Т. Л. Сямакова. (1934). Бактериологическое исследование арктических почв. Тр. Аркт. инст., 9. — Казанский А. Ф. (1932). К микрофлоре Новой Земли. Тр. Полярн. комисс., 7. — Косинская Е. К. (1933). Критический список пресноводных водорослей, собранных В. П. Савичем в Арктической правительственной экспедиции 1930 г. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, 1. — Косинская Е. К. (1934). Материалы к флоре водорослей Кольского полуострова. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, 2. — Косинская Е. К. (1936). Десмидиевые водоросли из Арктики. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 2, 3. — Кошелева И. Т. и Л. Н. Новичкова. (1958). О пятнистых тундрах Западной Сибири и их альгофлоре. Бот. журн., 10. — Крисс А. Е. (1947). Микроорганизмы тундровых и полярно-пустынных почв Арктики. Микробиол., XVI, 5. — Левинская Т. Б. и И. С. Мамичева. (1936). К характеристике микробиологических процессов, протекающих в почвах Мурманска. Архив биол. наук, XLIII, 2—3. — Михайлов И. С. (1961). Почвенные исследования на севере Аляски. Почвовед., 2. — Новогрудский Д. М. (1950). Микрофлора выветривающихся горных пород в неполных почвах Терской Алатау. Тр. Инст. географ. АН СССР, 45. — Одинова С. В. (1944). Первичные почвы. Природа, 1. — Ройзин М. Б. (1960). Микрофлора скал и примитивных почв высокогорной арктической пустыни. Бот. журн., 7. — Савич В. П. (1921). Отчет о командировках консерватора В. П. Савича в Олонечную губ. в 1920 и 1921 гг. Изв. Главн. бот. сада, XX, 2. — Сочава В. Б. и Б. Н. Городков. (1956). Арктические пустыни и тундры. Сб. «Растительный покров СССР. Пояснительный текст к Геоботанической карте СССР», м. 1: 4 000 000. — Таргульян В. О. (1959). О первых стадиях выветривания и почвообразования на изверженных породах в тундровой и таежной зонах. Почвовед., 11. — Тихомиров Б. А. (1957). Динамические явления в растительности пятнистых тундр Арктики. Бот. журн., 11. — Цинзерлинг Ю. Д. и Е. К. Косинская. (1935). Материалы к характеристике пресноводной растительности северо-востока Кольского полуострова. Тр. Совета по изуч. произв. сил АН СССР, сер. Кольская, 10. — Ширшов П. П. (1935). Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа. Тр. Арктич. инст. XIV. — Штина Э. А. (1956). О взаимодействии почвенных водорослей с высшими растениями. Вестн. МГУ, 6. — Штина Э. А. (1957). О развитии почвенных водорослей в дерново-подзолистых почвах. Почвовед., 3. — Booth W. E. (1941). Algae as pioneers in plant succession and their importance in erosion control. Ecology, 22, 1. — Boyd W. L. (1958). Microbiological studies of arctic soils. Ecology, 39, 2. — Fritsch F. E. (1907). The role of algal growth in the colonization of new ground and in the determination of scenery. Geograph. Journ., 30. — Fritsch F. E. a. E. J. Salisbury. (1915). Further observations on the heath association on Hinhead common. New Phytologist, 14. — McBee R. H. a. V. H. McBee. (1956). The incidence of termophilic bacteria in arctic soils and water. J. Bact., 71. — Pascher A. (1939). Heteroconten. In Raben-

horst's Kryptogamenfl. von Deutsch., Österr. und Schweiz. — P e t e r s e n J. B. (1915). Danske aerofile alger. Danske Selsk. Skrifter, 7R. Nat.-Math., 12, 7. — P r e s c o t t G. W. (1953). Preliminary notes on the ecology of fresh-water algae in the Arctic Slope, Alaska, with descriptions of some new species. Amer. Mid. Nat., 50, 2. — P r e s c o t t G. W. (1959). Fresh-water algal ecology with special reference to Arctic Proc. of the IX Intern. Bot. Congr., VII Abstracts. — T r e u b M. (1888). Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

И. П. Игнатьева

МОРФОГЕНЕЗ *COREOPSIS GRANDIFLORA* NUTT.

С 9 рисунками

(Получено 26 V 1961)

Coreopsis grandiflora Nutt. — травянистый многолетник, распространенный в культуре в качестве декоративного растения. Родина его — Северная Америка (Foerster, 1956a; Флора СССР, 1959; Благовидова, 1960).

В литературе имеются материалы по вопросам выращивания, размножения, а также использования этого растения (Ераков, 1881; Rümpler, 1910; Reiter, 1928; Кичунов, 1936; Сушков, 1954; Николаенко и др., 1955; Foerster, 1956b; Волошин и др., 1959; Верещагина, 1960).

Согласно литературным данным, продолжительность жизни растений в условиях культуры 3—4 года. Причина их недолговечности, по мнению М. Гесдерфера (1913) и А. Н. Харузина (1928), заключается в сильном истощении растений в результате слишком обильного цветения. Штефен (Stellen, 1908), а также А. Я. Дрейман и Г. Е. Киселев (1937) считают, что растения отмирают вследствие вымерзания, которому подвержены более старые экземпляры. Однако К. И. Андрейченко (1953) для условий Сибири, а А. С. Мерло и С. Д. Георгиевский (1956) для Белоруссии, приводят данные о полной морозостойкости растений. Таким образом, причина малой продолжительности жизни *C. grandiflora* Nutt. остается неясной.

В данной статье излагаются результаты работы по изучению морфогенеза *C. grandiflora* Nutt., которое проводилось на растениях, выращенных из семян.

Первый год жизни. При посеве семян в условиях защищенного грунта (конец апреля) массовые всходы появляются на 10—11-й день после посева. Семядоли проростков черешковые, довольно плотные, темно-зеленые, голые, эллиптической или округлой формы. Семенная оболочка выносятся на поверхность почвы.

При появлении зачатков первой пары листьев, которые развиваются одновременно, главный корень начинает ветвиться. Семядоли достигают наибольшей величины (длина 1.8—1.9 см, ширина 0.5—0.6 см).

В середине июня большинство растений находится в фазе 4—6 листьев. Семядоли и первая пара листьев голые (последние к этому времени теряют опушение), последующие — слабо опушенные. Корневая система представлена хорошо выраженным главным корнем (длина 8—10 см), у которого имеется около 20 корней второго порядка; появляются корни третьего порядка. На слабо утолщенном гипокотиле развиваются первые придаточные корни.

В начале июля, когда растения находятся в фазе 8—10 листьев (рис. 1), семядоли у большинства из них отмирают, однако у некоторых они сохраняют жизнедеятельность значительно дольше. Листья супротивные, длинночерешковые, кожистые, темно-зеленые, с хорошо развитыми сросшимися влагалищами. Три первые пары листьев простые, цельнокрайние, ланцетовидные; четвертая пара рассеченная. По мере старения листьев опушение уменьшается, сохраняясь в небольшой мере на черешке и нижней стороне листовой пластинки. Жилкование перистое, нечеткое; хорошо видна лишь главная жилка. В пазухах семядолей у ряда растений по-

являются открытые почки. Главный корень несколько утолщается в базальной части. При проведении прищипки его ветвление усиливается — развиваются многочисленные корни третьего и четвертого порядков (рис. 1). Эта особенность корневой системы позволяет растениям в условиях культуры хорошо выносить пересадку. На гипокотиле (диаметр 0.2 см) продолжают закладываться придаточные корни.

К середине июля число листьев розетки увеличивается до 6—7 пар. Семядоли отмирают у всех растений. Таким образом, продолжительность их жизни варьирует от 45 до 70 дней. В течение последних 10—15 дней сросшиеся влагалища супротивных листьев значительно увеличиваются в размере. Рассеченность, появившаяся у четвертой пары листьев, отсутствует у пятой, вновь появляется у шестой и исчезает у седьмой, т. е. наблюдается у каждой четной пары, однако могут быть и другие варианты. У некоторых растений все листья простые. В пазухах семядолей величина почек не изменяется; в пазухах первой и последующих пар листьев развиваются побеги. У небольшого числа растений почки в пазухах первой и второй пар листьев остаются спящими, побеги же образуются в выше расположенных пазухах. Основную роль в корневом питании растения играет система главного корня. Главный корень в базальной части утолщен до 0.2 см и хорошо ветвится. На гипокотиле имеется 7—8 придаточных корней, нижние из которых также начинают ветвиться.

К началу августа число листьев главной розетки не увеличивается; продолжается рост пазушных побегов, а также закладываются новые. У отдельных растений трогаются в рост почки в пазухах семядолей. На основании укороченного стебля главного побега появляются первые придаточные корни.

В конце первого года жизни (октябрь) растения по-прежнему находятся в состоянии розетки (рис. 2). Число листьев, составляющих ее, достигает 12—13 пар, из которых 5—6 пар нижних к этому времени отмирают.

У типичного растения имеется 2 слабых побега, образовавшихся в пазухах семядолей, и 9—10 побегов в пазухах нижних листьев. Все побеги вегетативные. Наиболее крупные из них, имеющие 3—4 пары листьев, развиваются в пазухах самых нижних листьев. Выше побегов второго порядка располагаются 6—7 пар листьев главной розетки (рис. 2, а). Листья крупные, рассеченные, причем число долей у верхних достигает до 11. Сросшиеся влагалища супротивных листьев тесно охватывают листья, расположенные конутри. Гипокотиль и укороченный стебель главного побега образуют единую утолщенную подземную часть (б), диаметр которой 1.8 см, высота 2 см.

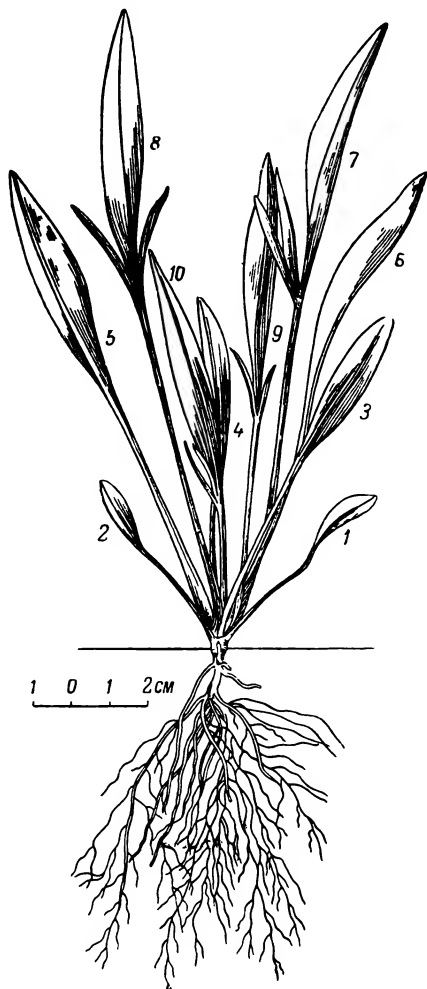


Рис. 1. Растение в фазе 10 листьев (1—10 — порядковые номера листьев).

Корневая система представлена системой главного корня и придаточными корнями. Главный корень (в) значительно утолщается (диаметр базальной части 0.4 см) и имеет хорошую мочку. Однако роль его в корневом питании растения уменьшается. Многочисленные придаточные корни (г) сплошь покрывают гипокотиль и всю свободную поверхность стебля между побегами второго порядка; нижние, наиболее старые из них (диаметр 0.1—0.2 см), хорошо ветвятся. На основании более крупных

нижних побегов также появляются первые придаточные корни. У побегов второго порядка появление рассеченности листовой пластинки связано с их местоположением на стебле главного побега. На нижних побегах рассеченность появляется у шестой пары листьев, в то время как у верхних третья пара уже рассеченная.

Вегетация растений затягивается до морозов. В течение последних 20—30 дней перед окончанием вегетации в пазухах верхних листьев все еще продолжают закладываться новые побеги второго порядка. У нижних побегов второго порядка начинается ветвление; развиваются придаточные корни.

К концу первого года жизни основание главного побега втягивается в почву на глубину 2—2.5 см. Верхушечные почки главной розетки и почки побегов второго порядка находятся в почве (рис. 2).

Второй год жизни. В течение зимы большинство листьев отмирает, лишь у небольшого числа верхних, более молодых, сохраняются черешки. Перезимовывают молодые листья (2—3) с неразвернувшимися листовыми пластинками, закрывающими верхушечную почку.

Отрастание начинается в первых числах мая. Одновременно трогаются в рост верхушечные почки главного побега и побегов второго порядка. У двух нижних, наиболее мощно развитых побегов в пазухах прошлогодних отмерших листьев имеется 8—10 побегов третьего порядка. Число придаточных корней — около 20; нижние из них ветвятся. Величина побегов второго порядка, степень их ветвления, число и величина придаточных корней уменьшаются в акропетальном направлении.

Высота утолщенной подземной части увеличивается за счет роста стебля главного побега. Форма ее изменяется и вместо округлой становится удлинненной. В центре утолщенной части появляются небольшие ячен. Корневая система представлена системой главного корня и придаточными корнями на гипокотиле, укороченном стебле главного побега и побегов второго порядка. Основную массу корней составляют корни второй и третьей групп. Главный корень жизнедеятелен, но значение его очень невелико.

В начале июня начинается формирование генеративной части у главного побега и побегов второго порядка. В первой декаде июля растения зацветают. Крупные золотисто-желтые соцветия четко поворачиваются за солнцем.

В фазе цветения строение растений таково. У описываемого растения высота главного побега 90 см, диаметр стебля 0.7 см. Число побегов второго порядка 6, из них 5 генеративных. Стебель генеративной части этих

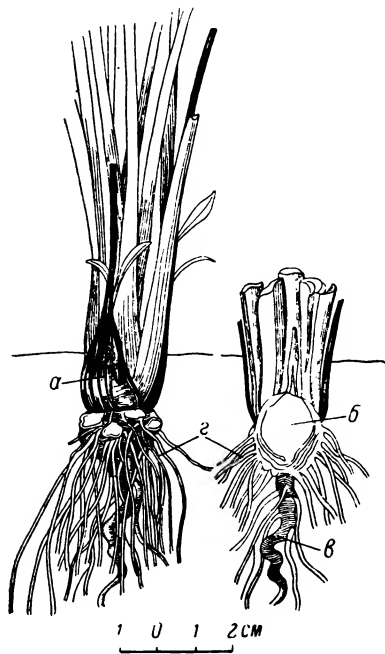


Рис. 2. Растение в конце первого года жизни.

а — листья главной розетки; б — утолщенная подземная часть; в — главный корень; г — придаточные корни.

побегов полый, опушенный короткими, торчащими белыми волосками. Розеточные листья отмерли. На стебле генеративной части главного побега имеется 7 пар листьев. Рассеченность листьев уменьшается в акропетальном направлении; черешок редуцируется. Седьмая пара представлена узкими ланцетовидными пластинками. Генеративная часть главного побега и побегов второго порядка ветвится. Боковые побеги развиваются в пазухах третьей, четвертой и пятой пар листьев генеративной части

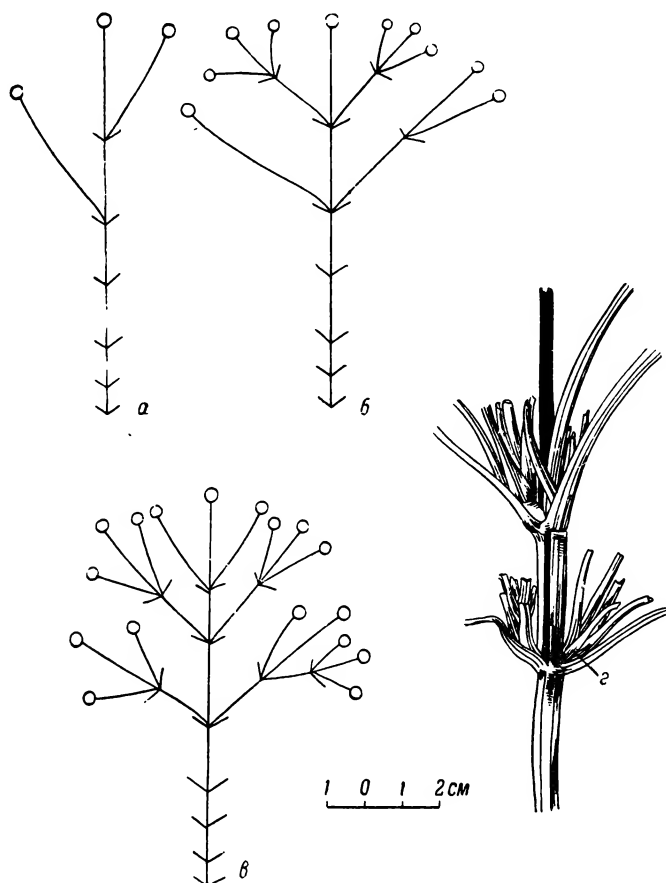


Рис. 3. Ветвление генеративной части побегов второго порядка.

а—в — схемы ветвления генеративной части побегов; г — розеточный побег в пазухе листа генеративной части.

главного побега и в пазухах пятой и шестой пар листьев генеративной части побегов второго порядка.

Период декоративной ценности растений длится 12—15 дней, в течение которых идет цветение центральных соцветий побегов второго порядка. С переходом цветения на соцветия их боковых осей декоративность растений уменьшается. На рис. 3 даны схемы ветвления генеративной части побегов второго порядка. Иногда в пазухах верхних листьев генеративной части побега вместо боковых генеративных побегов развиваются вегетативные побеги в виде крупных пышных розеток (г).

В середине августа начинается созревание плодов, которые вскоре осыпаются. По окончании созревания плодов генеративная часть побегов довольно быстро отмирает в базипетальном направлении. Наряду с этим процессом у растений идет отрастание побегов возобновления (3—7). Первые листья последних длинночерешковые, простые, ланцетовидные.

К началу октября высота нижней живой части генеративных побегов составляет 15—35 см. У ветвящихся генеративных побегов верхние боковые оси в большинстве случаев уже отмерли или заканчивают отмирание. Однако отдельные из них, расположенные на живой части генеративных побегов, еще цветут. Отрастают вегетативные побеги третьего порядка. Некоторые из них успевают зацвести (моноциклический тип развития).

В конце второго года жизни (середина октября) растения имеют следующие особенности строения (рис. 4). Генеративная часть главного побега отмирает в большей части своей длины; живой остается лишь нижняя часть стебля высотой около 5 см (а). Утолщенная подземная часть (б) имеет диаметр 2 см, причем внутренняя полость по-прежнему небольшая, но

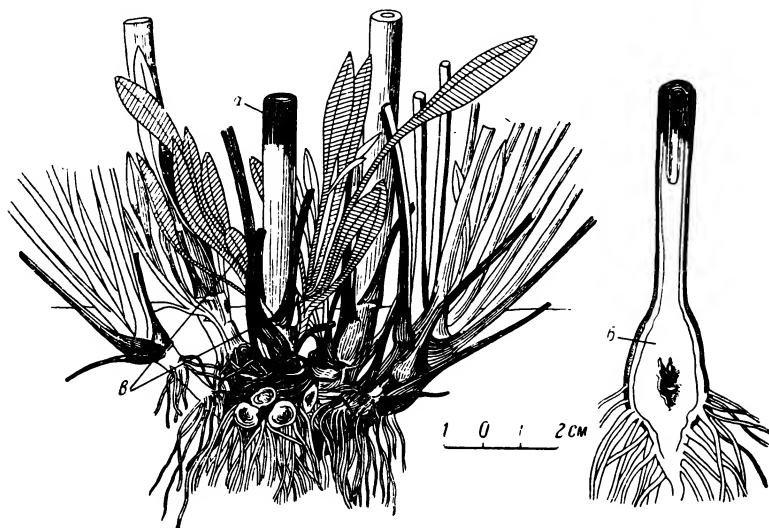


Рис. 4. Растение в конце второго года жизни.

а — генеративная часть главного побега; б — утолщенная подземная часть; в — вегетативные побеги второго порядка.

постенные ткани становятся коричневыми. На утолщенной части главного побега описываемого экземпляра имеется 2 вегетативных и 9 генеративных побегов второго порядка. Выше этих побегов расположены отмершие листья главной розетки, в пазухах которых почки остаются спящими. Исключение составляют почки в пазухах самой верхней пары листьев, расположенных непосредственно перед генеративной частью главного побега, из которых развились 2 небольших вегетативных побега (в). Побеги второго порядка изображены на рис. 5.

Нижние вегетативные побеги (а) являются наиболее крупными. В нижней части стебля (диаметр 1 см) междоузлия удлинненные, листья отмерли; в верхней — междоузлия укороченные и крупные листья собраны в густую розетку. В пазухах отмерших листьев, выше придаточных корней, отрастают 2 пары вегетативных побегов.

У нижних генеративных побегов (б) в пазухах нижних листьев трогаются в рост 4—5 пар почек, причем характерно, что 1—2 пары первых из них, расположенных между корнями, отстают в развитии, так же как и самые верхние пары. Таким образом, наиболее крупные побеги развиваются в пазухах третьей и четвертой пар листьев.

Генеративные побеги, расположенные выше только что описанных, отличаются от них несколько меньшим числом корней и меньшими размерами пазушных побегов. Наиболее сильно развитыми также являются побеги в пазухах третьей и четвертой пар листьев.

У самого верхнего побега второго порядка (в) придаточные корни только появляются. Более крупные боковые побеги развились в пазухах второй и третьей пар листьев.

К концу периода вегетации у всех побегов после рассеченных листьев снова развиваются 1—2 пары простых.

Третий год жизни. Изучение особенностей строения растений в конце мая показало, что они значительно различаются по соотношению между

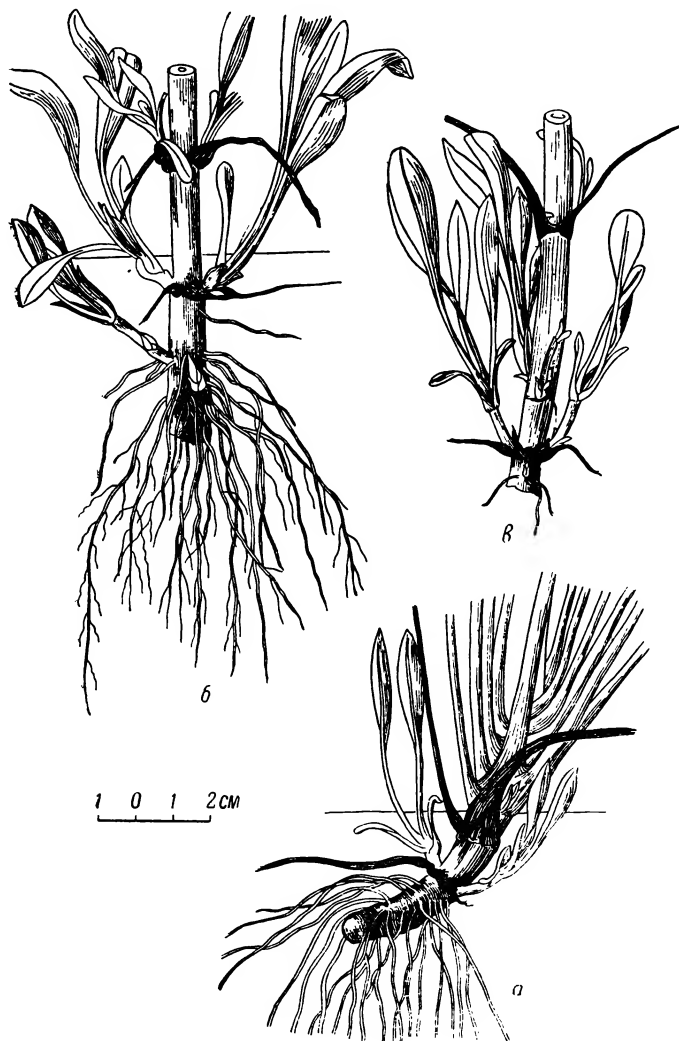


Рис. 5. Зависимость строения побегов второго порядка от их местоположения на главном побеге.

а — нижний вегетативный побег; б — нижний генеративный побег; в — верхний генеративный побег.

числом генеративных и вегетативных побегов и по размерам надземной части. Это позволило разделить их на 2 группы.

Растения первой группы. В течение зимы генеративная часть главного побега и побегов второго порядка полностью отмирает. Однако на стебель вегетативной части этот процесс еще не распространяется. Полость в утолщенной подземной части растения несколько увеличивается. Стебель вегетативной части побегов второго порядка почти

не утолщен и высота его мала (рис. 6). Отрастание наблюдается почти у всех побегов второго порядка. Число побегов третьего порядка варьирует от 1 до 3; величина их весьма различна (a_1 , b_1) и зависит от местоположения побега второго порядка на главном побеге. Надземная часть растений представлена только генеративными побегами третьего порядка, которые развиваются в течение текущего года и имеют, таким образом, моноциклический тип развития в отличие от дициклических побегов второго порядка.



Рис. 6. Побеги второго порядка у растений с коротким жизненным циклом.

a — нижний побег второго порядка; a_1 — побеги третьего порядка; b — верхний побег второго порядка; b_1 — побег третьего порядка.

(длина 5—7 см, диаметр 0.5—1 см) имеет многочисленные придаточные корни. В пазухах отмерших листьев развиты 3—5 пар побегов третьего порядка (a), выше которых имеется 2—3 пары розеточных листьев с рассеченными пластинками (b). У побегов третьего порядка листья простые.

Строение корневой системы сходно с таковым у растений первой группы, однако число придаточных корней на побегах второго порядка значительно больше, так же как и их величина.

У основания отмершей генеративной части главного побега развивается до 5 вегетативных побегов второго порядка, имеющих моноциклический тип развития. Между ними и вышеописанными дициклическими побегами второго порядка имеется зона отмерших листьев, в пазухах которых почки остаются спящими.

В период массового цветения растений (первая декада июля) на побегах третьего порядка появляются первые придаточные корни.

В конце октября растения имеют следующие особенности строения (рис. 8). У типичного растения первой группы число побегов второго порядка 6, из них 5 цвели в предыдущем году. Верхний из них (a) отмер полностью, у других (b) на сохранившейся вегетативной части развились генеративные побеги третьего порядка (b_1). Для последних характерны значительно меньшие размеры и отсутствие утолщения стебля вегетатив-

ной части. Шестой побег второго порядка (ε), также генеративный, развился в текущем году. Центральная полость в утолщенной части растения имеет значительные размеры; стенки ее выполнены красновато-коричневыми отмершими тканями. Толщина слоя живых периферийных тканей утолщенной части растения не превышает 0.3 см. У побегов второго порядка ткани стебля вегетативной части здоровые. Заканчивается отмирание генеративной части.

Огромные кусты растений второй группы состоят из большого числа очень крупных вегетативных побегов второго и третьего порядков; имеются также побеги четвертого порядка. У растения, взятого в качестве типичного, надземная часть состоит из побегов: второго порядка — 3 генеративных и 4 вегетативных, третьего порядка — 2 генеративных и 56 вегетативных, четвертого порядка — 1 генеративного и 6 вегетативных. Таким образом, число вегетативных побегов в 11 раз больше, чем генеративных. Причина уклонения в сторону вегетативного роста не ясна. У вегетативных побегов длинные, оголенные снизу стебли и большое число крупных листьев. Слой живых периферийных тканей в утолщенной подземной части растения имеет толщину 0.2 см. У побегов второго порядка, цветших в предыдущем году, в стебле вегетативной части также образовалась полость.

Четвертый год жизни.

Часть растений из первой группы в течение зимы отмирает. Развитие более долговечных растений этой группы протекает весьма отлично от предыдущих лет и характеризуется неодновременностью наступления фаз и уменьшением числа генеративных побегов до полного исчезновения последних.

Отрастание начинается с опозданием на 2—3 недели (сравнение проводилось с 2- и 3-летними растениями), т. е. во второй декаде мая, и наступает неодновременно. Число отрастающих побегов у растений не одинаково, причем у некоторых из них очень мало. В течение зимы вегетативная часть главного побега сильно разрушается — отмирание распространяется на большую часть древесины.

Цветение наступило на 17 дней позже (середина июля), чем у более молодых растений. Надземная часть описываемого растения представлена одним генеративным побегом и 18 вегетативными. Возраст вегетативных побегов и их величина неодинаковы: 4 побега, образовавшиеся в преды-



Рис. 7. Вегетативный побег второго порядка.

а — побег третьего порядка; б — верхние листья побега второго порядка.

душем году, крупные и ветвящиеся; остальные — текущего года и развиты значительно слабее. Генеративный побег имеет высоту всего лишь 15 см. Утолщенная подземная часть растения внешне сохраняет прежние очертания, однако на продольном разрезе можно видеть, что все ткани отмерли (рис. 9, а). К этому времени отмирают и стебли вегетативной части побегов второго порядка (б). Стебель вегетативной части побегов третьего

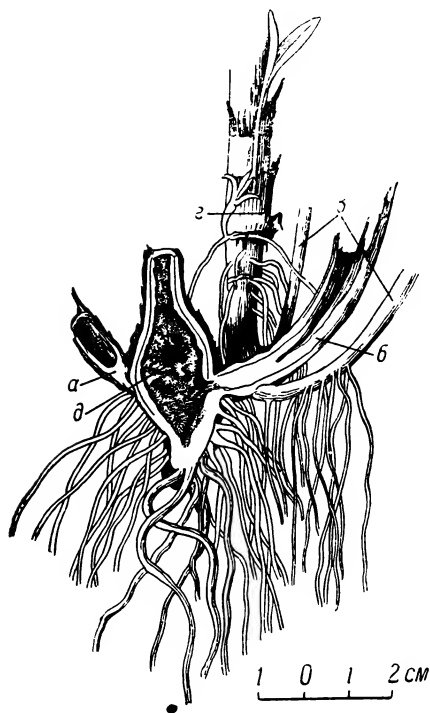


Рис. 8. Растение в конце третьего года жизни.

а, б — отмершие и отмирающие вегетативные части побегов второго порядка; в — побеги третьего порядка; г — крупный моноциклический побег второго порядка, развившийся в текущем году; д — полость в утолщенной подземной части.

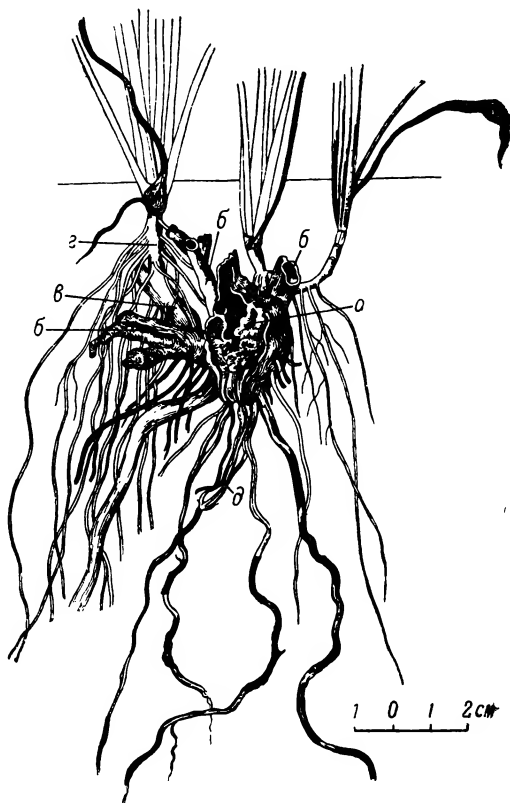


Рис. 9. Растение в фазе цветения (четвертый год жизни). Продольный разрез через утолщенную подземную часть.

а — утолщенная подземная часть; б — остатки отмершей вегетативной части побегов второго порядка; в — вегетативная часть побегов третьего порядка; г — побег четвертого порядка; д — расщепление отмерших корней.

порядка (в), развившихся у нижних побегов второго порядка, в средней части еще сохраняет жизнедеятельность (отмирание идет снизу и сверху по направлению к середине) и у него имеются побеги четвертого порядка (г). У последних развилось значительное число придаточных корней. Глубина втягивания основания главного побега 5 см, основания побегов четвертого порядка 3 см.

Система главного корня отмерла, так же как придаточные корни на гипокотиле, на стебле вегетативной части главного побега и на стеблях большинства побегов второго порядка. В жизнедеятельном состоянии сохранились корни на вегетативной части побегов третьего порядка, но нижние из них частично также отмерли. Отмершие корни расщепляются в продольном направлении (д). Питание живых побегов осуществляется придаточными корнями, развившимися на стебле вегетативной части.

Таким образом, растение представлено отдельными побегами, ведущими самостоятельный образ жизни, но все еще механически соединенными между собой отмершими частями.

Надземная часть растений второй группы состоит из значительного числа побегов (около 50). В основном — это вегетативные побеги четвертого порядка и отчасти пятого и третьего. Число генеративных побегов очень невелико (2—6), и в пределах куста они развиты неодинаково: одни имеют высоту 80 см и крупные соцветия, другие 10—20 см и соцветия у них нет вообще или оно только закладывается. Таким образом, на четвертый год жизни растения не имеют декоративной ценности. Несколько большую продолжительность жизни имеет утолщенная подземная часть растения, у которой сохраняет жизнедеятельность узкий слой периферийных тканей. Система главного корня начинает отмирать, но придаточные корни на гипокотиле и стебле вегетативной части главного побега живы.

В конце октября особенно четко выявляется неравномерность развития побегов в пределах куста. Одновременно можно видеть побеги, находящиеся на самых разнообразных этапах развития, начиная от отращивания и до осыпания созревших семян.

Пятый год жизни. В течение зимы большинство растений отмирает. Надземная часть растений, продолжающих развитие в текущем году, представлена в основном побегами пятого и отчасти четвертого порядков. Общее число их варьирует от 12 до 52. Среди них есть как вегетативные, которых большинство, так и генеративные. Длина вегетативной части побегов пятого порядка 1.5—1.7 см; придаточные корни значительно короче и тоньше, чем у побегов предыдущих порядков. В большинстве случаев каждый из побегов ведет самостоятельный образ жизни. К концу текущего года почти все растения отмирают.

Выводы

При посеве *Coreopsis grandiflora* Nutt. в конце апреля, растения в первый год жизни развивают хорошо ветвящийся розеточный побег. Весной второго года жизни одновременно начинают рост верхушечные почки главного побега и побегов второго порядка. В последующие годы возобновление происходит как из зимующих розеточных побегов, так и из пазушных почек.

Цветение наступает на второй год жизни растения. С увеличением возраста растения появляется четко выраженная тенденция к переходу монокарпических побегов от дициклического типа развития к моноциклическому. Генеративная часть побегов ветвится. Характер ветвления зависит от мощности побега, которая в свою очередь связана с местоположением последнего на стебле главного побега. По окончании цветения генеративная часть побегов естественно отмирает. Однако этот процесс не успевает полностью закончиться до наступления морозов.

В утолщенной подземной части растения (гипокотиль и стебель вегетативной части главного побега) весной второго года жизни, в связи с усиленным оттоком питательных веществ, связанным с ростом генеративной части побегов, появляются небольшие ячеи. В дальнейшем ткани утолщенной части продолжают отмирать и образуется внутренняя полость.

В течение второй зимы надземная часть побегов, остававшаяся еще живой, отмирает полностью, причем процесс отмирания тканей распространяется на вегетативную часть главного побега. Полость в утолщенной части растения становится открытой.

Величина вегетативной части у монокарпических побегов одного порядка уменьшается в акропетальном направлении. Величина вегетативной части у побегов разных порядков уменьшается с увеличением их порядка. Наибольшая величина вегетативной части характерна для ниж-

них побегов второго порядка; соответственно этому они обладают наибольшей продолжительностью жизни.

Корневая система представлена системой главного корня и придаточными корнями, которые развиваются на гипокотиле, на стебле вегетативной части главного побега и на стеблях побегов последующих порядков. Система главного корня теряет свое значение в конце первого года жизни. Первые придаточные корни появляются на гипокотиле, когда растение находится в фазе 4—6 листьев. Наиболее мощное развитие получают придаточные корни, развивающиеся на гипокотиле, на стебле вегетативной части главного побега и на стеблях побегов второго порядка.

Отмирание стебля вегетативной части главного побега приводит к отмиранию системы главного корня и придаточных корней на гипокотиле и стебле главного побега. Растение с этого времени перестает существовать как единый организм. Побеги (четвертого и последующих порядков) переходят к самостоятельному образу жизни и вскоре отмирают. Последнее связано с тем, что вегетативная часть побегов высоких порядков очень мала, вследствие чего они растут слабо и живут недолго.

Причиной отмирания растений является естественный конец жизненного цикла. Растения полиморфны по признаку продолжительности жизни, которая в условиях культуры варьирует от 3 до 5 лет.

Образование придаточных корней на побегах дает возможность легко проводить искусственное вегетативное размножение растений делением куста. На основании вышеизложенного деление следует проводить в конце лета второго года жизни растений или весной третьего года, используя в качестве посадочного материала лишь нижние побеги второго порядка. Деление более старых растений и использование верхних побегов второго порядка дают отрицательный результат: растения, развивающиеся из отделенных частей, слаборослы и недолговечны.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрейченко К. И. (1953). Цветы в Сибири.— Благовидова М. С. (1960). Декоративные многолетники. Краткие итоги интродукции в Главном ботаническом саду АН СССР.— Верещагина И. В. (1960). Грунтовое цветоводство на Алтае.— Волошин М., И. Забелин, А. Кормилицын. (1959). Южное цветоводство.— Гесдерфер М. (1913). Многолетники.— Декоративное садоводство. (1949). Краткий словарь-справочник. Под ред. Н. К. Вехова и др.— Дрейман А. Я. и Г. Е. Киселев. (1937). Летники и сопутствующие им культуры.— Ераков А. Н. (1881). Многолетние цветочные и декоративные травянистые растения.— Иллюстрированное садоводство и цветоводство. (1960). Перев. с англ.— Киселев Г. Е. (1949). Цветоводство.— Кичунов Н. И. (1936). Многолетники.— Мерло А. С. и С. Д. Георгиевский. (1956). Справочник цветовода.— Николаенко Н. П., В. В. Вакуленко, Т. М. Алейникова и Р. В. Оборина. (1955). Многолетники и розы.— Сушков К. Л. (1954). Цветоводство.— Харузин А. Н. (1928). Грунтовое цветоводство.— Foerster K. (1956a). Der Steingarten der sieben Jahreszeiten.— Foerster K. (1956b). Neuer Glanz des Gartenjahres.— Reiter G. (1928). Die Praxis der Schnittblumengärtnerei.— Rümpler Th. (1910). Gartenblumen.— Steffen A. (1908). Unsere Blumen im Garten.

Дендрологический сад
им. Р. И. Шредера,
Москва.

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

М. И. Прякин

ПЕРСПЕКТИВЫ СОЗДАНИЯ СУБТРОПИЧЕСКОГО ОБЛИКА ЮЖНЫХ РАЙОНОВ СРЕДНЕЙ АЗИИ

(Получено 4 V 1961)

Южным районам Средней Азии, занимающим окраину зоны сухих субтропиков, пока совсем не свойствен соответствующий этой зоне облик, хотя ряд признаков, характеризующих субтропики, здесь налицо: 1) здесь возможен сбор двух урожаев полевых культур в год; 2) преобладают субтропические однолетние культуры — хлопок, рис, кунжут и др., и имеет место промышленное разведение субтропических многолетников — инжира, граната, хурмы, миндаля; 3) в естественной растительности значительную роль играют субтропические виды — фисташка, миндаль, грецкий орех и др.; 4) сумма активных температур больше 3500° , при средней температуре летних месяцев выше 20° . Июльская изотерма Термеза охватывает центральную Сахару, южную часть Нила и большую часть Южной Африки в верховьях р. Конго (Дробов, 1953). Однако весьма существенный признак субтропиков — положительная температура января — имеется лишь в отдельных, наиболее теплых районах, и, что еще важнее, абсолютные зимние минимумы почти везде достигают значительной величины.

В свое время Краснов (1899) относил район Сочи и Закодоря к областям, где, «несмотря на все попытки человека придать стране субтропический облик, она снова приближается к остальным барихимоническим странам после первой зимы, убивающей непригодных для господствующего режима иммигрантов. Стоит только человеку уйти отсюда на какие-нибудь четверть века, он (край) неминуемо вернется к прежнему своему, несходному с субтропическими странами, облику».

В наши дни эти районы имеют ярко выраженный облик субтропиков. Но если бы человек «ушел на четверть века», этот облик был бы, вероятно, действительно утрачен. Но человек, отсюда, конечно, не уйдет. Наоборот, разрозненные, но в конечном счете ведущие к одной цели, обогащению края экзотами, усилия отдельных энтузиастов (среди которых были такие лица, как Худяков, коллекции которого легли в основу Сочинского дендрария), несмотря на ряд неудач, обусловленных противодействием природных факторов, уже в дореволюционное время создали предпосылки для преобразования зеленого наряда этого участка Черноморья. В послереволюционный период направленная на широкое внедрение субтропических растений энергичная деятельность научных учреждений, опорных пунктов, зеленхозов, курортного управления, управления домами отдыха привела не только к созданию здесь субтропического облика, но и к введению ряда субтропических культур, начинающих оттеснять в свободные районы умеренной зоны свойственные последним культуры, господствовавшие прежде и здесь.

Иначе обстоит дело в Средней Азии. Несмотря на ряд удачных опытов интродукции, под гипнозом свойственных этому району абсолютных минимумов здесь господствует убеждение, что создать субтропический

облик даже в наиболее теплых районах (кроме разве Кызыл-Атрека) нельзя. Однако следует напомнить, что в северной части субтропической зоны Японии средняя температура января в ряде пунктов держится в пределах от -0.6 до -5.6° , а абсолютный минимум в январе и феврале иногда ниже -20° . Количество дней с заморозками достигает 100—150 в год, т. е. их значительно больше, чем в Средней Азии. Даже в Киото бывает свыше 90 таких дней (Краснов, 1915).

На южном берегу Каспия дней с морозами всего 32—34 в году, в Красноводске до 66, в Керках 56, в Душанбе 73 (от 62 до 84), в Ашхабаде 90 (Молчанов, 1935).

Отметим также, что погодные условия среднеазиатской зимы значительно ближе к сухим солнечным зимам восточной тихоокеанской части Японии, родины многих вечнозеленых деревьев и кустарников, чем пасмурная дождливая зима Черноморского побережья Кавказа.

Правда, большинство субтропических растений не выдерживает сильных понижений температуры. Но растение — не сумма неизменных, статичных признаков и свойств, а имеющий специфические потребности организм, которым надо научиться управлять и которому можно помочь преодолеть отдельные неблагоприятные климатические или иные факторы (путем направленного воспитания, создания подходящего микроклимата и агротехнических воздействий, см.: Мичурин, 1948). С другой стороны, среди вечнозеленых выходцев из субтропиков есть немало видов, способных переносить значительные морозы, так, например, *Jucca elata* Engelm. переносит в Соединенных Штатах -31.7° и даже -43.9° (Русанов, 1952), *Jucca glauca* L. в штате Колорадо, где она широко распространена, выдерживает температуру -30 и -32° . Самшит в северном Крыму выносит морозы в -30° , а *Ligustrum japonicum* Thunb. в Махач-Кала -25° .

В зиму 1934/35 г. в Намангане (Фергана) с 12—17 января морозы достигали -24° , тем не менее у лавра и фейхоа были повреждены только листья, верхушки стеблей и молодые ветви. Ту же зиму в Сары-Ассия, где с 11—17 января держались морозы от -15 до -19.5° , перенесли кипарисы, *Pinus pinaster* Sol., новозеландский лен. У пальм хамеропс (*Trachycarpus?*, — М. П.) пострадали только листья (Информация, 1935).

Необходимо помнить также, что предельные минимумы, переносимые тем или иным растением, во многом зависят от сопутствующих факторов. Крптомения в Японии выдерживает -20° , а в Тбилиси отмерзает до корня при -14° . Тунг Форда на Черноморском побережье вымерзает при -12° , а в сухом климате (Азербайджан) выдерживает -17° . Одни и те же сорта маслины вымерзают в Ленкорани при -12° , а на Апшероне при -16° (Ахунзадэ, 1956).

Важнейшее значение имеет размещение посадок, правильный выбор экспозиции, угла уклона, расположение под защитой зданий или деревьев, положение в той или иной части склона или на ровном участке.

В. С. Схнерели (1950) отмечает, что во время суровой, с ранними морозами зимы 1948/49 г. в Тбилисском ботаническом саду из 6 пальм *Trachycarpus excelsa*, росших на открытом северном склоне, вымерзло 4, тогда как те же пальмы, высаженные среди крупных деревьев, отделались лишь частичным обмерзанием листьев. Тот же автор отмечает различную степень повреждения одних и тех же пород при различном характере возникновения температурных минимумов. Так, зимой 1934/35 г. при -17° деревья кипариса пирамидального несколько не пострадали, а в зиму 1934/35 г. при меньшем морозе наблюдались повреждения крон, а один экземпляр погиб.

В Средней Азии, за исключением редких катастрофических лет (к которым относится 1954 г., когда в Ташкенте в конце ноября, после теплой, без заморозков погоды, в результате вторжения арктического воздуха ртуть в термометре упала в течение суток до -28°) наиболее низкие тем-

пературы наблюдаются в конце декабря и в январе, когда растения давно уже ушли в покой.

Кроме того, наступлению низких температур здесь всегда предшествует выпадение снега, что является крайне важным обстоятельством. Объясняется это тем, что особо низкие температуры возникают в результате вторжения холодных масс воздуха извне, сопровождающегося добавочным охлаждением припочвенного воздушного слоя за счет излучения. Процесс развивается следующим путем: за 1—2 дня перед снижением температуры появляются легкие, идущие с запада облака; дуют холодные северные ветры; постепенно облачность увеличивается, облака заволакивают все небо и уплотняются; начинается обложной дождь, постепенно переходящий в мокрый снег; холодеет, образуется снежный покров; становится все холоднее и холоднее, наконец снег прекращается, облака расходятся, устанавливается тихая морозная погода (Бабушкин, 1953). Если облачность разрывается к ночи, похолодание вследствие излучения усиливается, и возникают те низкие температуры, которые отмечаются зимой в большей части Средней Азии как абсолютные минимумы, причем на низкой точке ртуть держится, как правило, от нескольких минут до получаса. Через несколько дней, при обычном потеплении, снег сходит, но его кратковременное выпадение предоохранило почву и растения от сильного промерзания.

Насколько важно такое течение этого явления можно видеть из приведенных в работе Л. Н. Бабушкина (1953) данных: при морозе в -22° самая низкая температура на почве без снега достигает -26° , а под снегом только -7° , на глубине 5 см без снега -14° , а под снегом -6° .

При таком ходе падения температуры кустарники и укрытые на зиму растения, например пальмы под переносными домиками со стеклянным верхом или с закутанными стволами и точкой роста, достаточно защищены от вымерзания, но неукрытые, в отдельные годы, будут в той или иной степени повреждаться (менее морозостойкие виды). Отказываться из-за этого от их использования нельзя. При интродукции субтропических растений на Черноморском побережье за время с 1874 по 1929 г., т. е. за 56 лет, гибель растений многих видов наблюдалась 6 раз, т. е. примерно раз в 10 лет. Первые попытки культивировать столь характерную здесь теперь магнолию крупноцветную были неудачны. Однако, несмотря на все невзгоды, в результате упорной работы Черноморье, даже в районах Сочи и Южного берега Крыма, имеет теперь вполне субтропический облик.

Гибель растений от морозов не исключена и в «беспорных субтропиках». Так, в 1886 и 1894 гг. во всей Флориде были уничтожены морозами цитрусовые. В 1899 г. это повторилось в Северной Флориде (Селянинов, 1929). Не раз гибли плантации цитрусов в Южной Италии и Испании. Однако никому не приходила мысль отказаться от их культуры, так же как никто не думает воздерживаться от восстановления сортовых яблонь, груш и черешен в районе Ташкента, несмотря на массовую их гибель в ноябре 1954 г., от повторения чего нет гарантий и в будущем.

Кстати, следует заметить, что в районе Ленинабада, в большей части Ферганской долины, на юге Узбекистана и Таджикистана ноябрьские морозы 1954 г. были значительно ослаблены и не вызвали столь катастрофических последствий для плодовых культур, как в Ташкентской области.

В настоящее время в различных местах Средней Азии, главным образом в ботанических садах, на опорных пунктах и в питомниках, имеется много отдельных экземпляров и целых посадок субтропических деревьев и кустарников, введение которых в широкую практику озеленения придало бы южному Узбекистану, южному Таджикистану, южной Туркмении, району Ленинабада и западной части Ферганской долины субтропический облик.

В литературе приводится ряд сообщений об удачных опытах интродукции в эти районы тех или иных субтропических видов деревьев, ку-

старников и лиан. Есть сводка А. М. Кормилицина (1952), сообщения и рекомендации Ф. Н. Русанова (1952, 1955), заметки Сталинабадского, Ташкентского и Ашхабадского ботанических садов, из которых (сообщений) видно, что, например, в Кокандском горпитомнике имеются плодоносящие пирамидальные кипарисы, эльдарские сосны, тюльпанные деревья, ряд других лиственных и хвойных пород, красиво цветущих кустарников и лиан. На Лесокультурной станции при Андижанском госплотпитомнике растут *Ginkgo biloba* L., *Fagus silvatica* L., *Taxodium distichum* (L.) Rich., плодоносящий экземпляр *Magnolia longifolia* Swett, но в Коканде и Андижане этих пород нет. Их улицы и парки заполнены лишь малоценной акацией, талом, тополем и айлантом (Усманов и др., 1956).

В Денау, в чрезвычайно ценном парке Южно-Узбекской опытной станции (Ширяева, 1959) без каких-либо повреждений от морозов, достигающих раз в 2—3 года -20° и ниже, прекрасно растут аризонские кипарисы, эльдарские и крымские сосны, болотный кипарис и ряд листопадных субтропических деревьев и кустарников. Кипарисы горизонтальный и пирамидальный повреждаются здесь при -20.4° , у дрока испанского, лагестремии, шелковой акации и павлонии войлочной при этой температуре обмерзает 1—2-летний прирост, а олеандр, махровый гранат, поинциана, буддлея, бирючина блестящая, фейхоа, маслина, паркинсония отмерзают до корневой шейки, но на следующее лето отрастают, цветут и тем самым не теряют декоративной ценности. Эльдарская сосна за 10 лет достигает здесь высоты 10 м, кипарис аризонский 8 м, болотный кипарис достигает 10 м за 13 лет, т. е. по скорости роста эти породы не уступают большинству местных.

В Аман-Кутанском лесничестве есть роща крымской сосны, эльдарские сосны, прекрасно растущие в богарных условиях с 1887 г. (Ратьковский, 1951). В ряде пунктов можно видеть отдельные экземпляры самшита, лавровишни, аризонского кипариса, плодоносящий виргинский можжевельник. В Самарканде имеются великолепные экземпляры *Taxodium distichum* (L.) Rich., *Sequoiadendron giganteum* Lindl., *Ginkgo biloba*, магнолии, посаженные еще в конце прошлого века и отлично растущие до сих пор. В Ташкенте, лежащем вне субтропической зоны, в Ботаническом саду АН УзССР растут крымские сосны, есть эльдарская сосна, кипарисы, зимуют с листьями бамбуки, много вечнозеленых кустарников, есть целая коллекция видов и гибридов юкки, выведенных здесь Ф. Н. Русановым, цветет и плодоносит ряд листопадных субтропических деревьев и кустарников. Много субтропических видов, в том числе и вечнозеленых, в Душанбинском ботаническом саду АН ТаджССР, откуда они начали уже понемногу распространяться по городу.

Заслуживает внимания опыт интродукции Ленинабадского ботанического сада АН ТаджССР. Ленинабад, лежащий на 40-м градусе северной широты, защищенный с севера хр. Могол-Тау (до 1800 м абс. выс.), по своим климатическим показателям относится к северной окраинной части зоны сухих субтропиков. Здесь долгое, очень жаркое лето, сухой воздух, теплая, очень солнечная зима, в течение которой днем держатся, обычно, положительные температуры, ночью температура иногда снижается до -2° , -5° , чаще же всего ртуть и в ночные часы стоит на 0° . Средняя температура января -0.6° . Морозы в -10° наблюдаются не чаще 2—3 раз в зиму (притом не ежегодно) и то, обычно, лишь в течение нескольких часов перед восходом солнца и в период вторжения холодных масс воздуха извне. Все же в результате этих вторжений в отдельные, редко повторяющиеся годы температура на несколько часов опускается до -19° , а лет около 50 назад был случай, когда зарегистрировали -23° .

Мягкая, как правило, зима дает возможность культивировать здесь целый ряд вечнозеленых и листопадных субтропических деревьев и кустарников. С применением же зимней защиты круг их может стать еще

шире. В настоящее время здесь без повреждений зимует до 50 вечнозеленых видов (включая суккуленты): *Berberis thunbergii* DC., *Biota orientalis* Endl., *Buxus sempervirens* L., *Cotoneaster henriana* (C. K. Schneid.) Rechd. et Wils., *Cupressus arizonica* Greene, *C. lusitanica* Mill., *C. sempervirens* L. f. *pyramidalis* Targ., *C. sempervirens* L. f. *horizontalis* Mill., *Elaeagnus pungens* Thunb., *Eriobotrya japonica* Lindl., *Euonymus japonica* L., *Feijoa sellowiana* Berg., *Hedera helix* L., *Jasminum fruticans* L., *Jucca aloifolia* L., *J. elata* Engelm., *J. filamentosa* L., *J. gloriosa* L., *J. hybrida*, *Juniperus virginiana* L., *Laurocerasus officinalis* Roem., *Laurus nobilis* L., *Ligustrum japonicum* Thunb., *L. lucidum* Ait., *Magnolia grandiflora* L., *Mahonia aquifolium* Nutt., *Musa basjoo* S. et Z., *Nerium oleander* L., *Opuntia engelmannii* Salm.-Dyck., *O. ficus indica* L., *Pinus brutia* Ten., *Pittosporum viridiflorum* Sims., *Phyllostachys aurea* Carr., *Pyracantha coccinea* Roem., *Rhamnus alaternus* L., *Rubus laciniatus* Wills., *R. loganobaccus* Bailey, *Sequoia sempervirens* Endl., *Smilax excelsa* L., *Taxus baccata* L., *Vinca major* L., *Zanthoxylum alatum* Roxb., *Z. bungei* Planch.; а из пальм: *Chamaerops humilis* L., *Phoenix dactylifera* L., *Ph. canariensis* hort., *Sabal adansonii* Cuers., *Trachycarpus excelsa* H. Wendl., *T. fortunei* H. Wendl., *T. martiana* H. Wendl., *Washingtonia filifera* S. Wats.

Пальмы и бананы являются характерными элементами субтропического городского ландшафта. Японский банан *Musa basjoo* теперь можно встретить в грунтовых посадках (с защитой на зиму) во многих городах Средней Азии даже вне субтропической зоны (например, в Ташкенте), но грунтовая культура пальм, за исключением Кызыл-Атрека, отчасти Кара-Калы и Ленинабадского ботанического сада совсем еще не имеет места. Между тем, некоторые виды пальм отличаются высокой зимостойкостью. В литературе есть такие сообщения: в 1935 г. в Кировабаде (южный Таджикистан) при морозе -20.7° у неукрытых пальм хамеропс (*Trachycarpus*?, — М. П.) померзли только листья. В том же году в Пархаре отмечена температура -26° , тем не менее там на опорном пункте сухих субтропиков «удовлетворительно перенесли зиму в открытом грунте пальмы хамеропс» (*Trachycarpus*?, — М. П.). (Информация, 1935).

В. П. Алексеев (1935) приводит сведения о том, что в Техасе при -15.6° у финиковых пальм были повреждены лишь наружные листья, хотя температура ниже нуля держалась свыше 48 часов. Можно предполагать, говорит этот автор, что «понижения температуры до -17 , -20° С, длящиеся от нескольких минут до нескольких часов, как это имеет место в большинстве районов ю. Туркмении и южного Таджикистана, будут легко переноситься финиковой пальмой в силу прочной термостазии точки роста».

В Тбилиси зимою 1949/50 г. минимумы доходили до -17° . Морозы наступили рано — в 20-х числах ноября и держались 60 дней, в течение которых долго стояла температура -12 и -15° . Пальмы *Trachycarpus excelsa* потеряли все листья, но за лето развили новые и до настоящего времени хорошо растут (Сааков, 1954).

В. Т. Чихладзе (1959) отмечает, что «вашингтония без укрытия переносит -14° а с обвертыванием точки роста кошмой -17° . Финик канарский выносит морозы до -17 , -18° . При повреждении морозами кроны обоих этих видов восстанавливаются до конца года». Он считает, что финик канарский и, особенно, виды *Trachycarpus*, «превосходящие по морозостойкости все испытывавшиеся пальмы», уже теперь могут быть рекомендованы для скверов и парков юго-западной Туркмении. Автору настоящей статьи в 1942 г. довелось видеть на Опорном пункте в Микоянабаде (южный Таджикистан) прекрасный экземпляр вашингтонии со стволом в несколько метров высоты. Основываясь на своем ленинабадском опыте (Пряхин, 1960а, 1960б), на приведенных выше данных и на практике культуры субтропических растений в Тбилиси, климатически весьма близком к описываемым среднеазиатским районам, мы считаем, что пальмы *Trachycarpus excelsa*,

T. fortunei, *T. martiana*, *Chamaerops humilis*, *Sabal adansonii*, *Phoenix canariensis* и *Washingtonia filifera*, а возможно также *Phoenix dactylifera* и *Washingtonia robusta* Н. Wendl., при защите на зиму их точек роста кошмой, а стволов рогожами, соломой или той же кошмой, вполне перспективны для культуры во всех наиболее теплых районах Средней Азии. К таким районам в согласии с Л. А. Молчановым (1935) мы относим: южное побережье Каспия, западные склоны Копет-Дага, южный Таджикистан (Вахшская долина, долины Кафирнигана и Кизыл-Су, правый берег р. Аму-Дарья, предгорья и невысокие горы междуречья Вахша и Пянджа), южный Узбекистан (горы и предгорья Гиссарского хребта, окаймляющие южную часть Гиссарской долины — районы Ширабада и Денау) и, кроме того, Ленинабад и западную часть Ферганской долины. В перечисленных районах, путем подбора наиболее морозостойких форм, выведенных из семян, репродуцированных в наиболее суровых условиях, создания для них улучшенного микроклимата (защита от холодных ветров зданиями и посадками, соответствующие экспозиция и мезорельеф, при обычной предохранительной защите стволов на зиму для менее морозостойких видов), субтропические вечнозеленые деревья и кустарники, включая пальмы, могут и должны быть широко использованы при озеленении городов и поселков.

Если при катастрофических заморозках, случающихся раз в несколько десятков лет, менее выносливые вечнозеленые деревья и кустарники будут страдать, а порою даже и гибнуть, то это не причина, чтобы заранее отказаться от их широкого использования. Опыт Южного берега Крыма и северной части Черноморского побережья Кавказа, где, несмотря на ряд отдельных неудач, на неоднократную гибель тысяч саженцев, за какие-нибудь 80 лет удалось не только придать растительности населенных пунктов субтропический облик, но и внедрить ряд субтропических культур (мандарины, хурма, маслина, фейхоа, бамбук, чай), и опыт удачной интродукции многолетних субтропических растений во многих пунктах Средней Азии позволяют считать, что при упорной, целеустремленной работе сухим субтропикам Средней Азии может быть придан подлинный субтропический облик. Необходимо организовать в зеленхозах и опорных пунктах массовое размножение вечнозеленых и других ценных видов, и по мере их апробации решительно вводить их в озеленительные посадки и распространять среди любителей для высадки на участках.

Любители, имеющие всего несколько дорогих для них растений, подчас имеют больше возможностей сохранить их во время заморозка, применить эффективную защиту, чем опорные пункты. В многолетней практике Никитского ботанического сада, всегда широко распространявшего среди любителей вновь вводимые растения было немало случаев, когда нацело выпавшие в саду посадки восстанавливались от экземпляров, сохранившихся у отдельных лиц в том или ином пункте Южного берега Крыма.

Ботанические сады Средней Азии должны все шире привлекать к испытанию субтропические многолетние растения, в особенности вечнозеленые, применяя для успеха интродукции все известные методы и разрабатывая новые оригинальные приемы.

Нетерпимо дальше существующее положение, когда на фоне тепла, солнца и ясного голубого неба на улицах и в парках городов юга Средней Азии 5 месяцев в году видны только безжизненные стволы большей частью малоценных листопадных пород.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев В. П. (1935). Финиковая пальма и интродукция ее в СССР. Сов. субтроп., 5.— Ахунзадэ И. М. (1956). К вопросу об определении понятия субтропика. Изв. АН АзССР, 6.— Бабушкин Л. Н. (1953). Климат Узбеки-

стана.— Деревья и кустарники СССР. (1949—1960). I—V.— Д р о б о в В. П. (1953). Задачи и перспективы развития субтропических растений в Ср. Азии. В сб. «Субтропические культуры в Ср. Азии».— И н ф о р м а ц и я. (1935). Результаты перезимовки субтропических растений. Сов. субтроп., 5.— К о р м п л и ц и н А. М. (1952). Итоги интродукции древесных и кустарниковых пород в субтропических районах Ср. Азии. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 12.— К р а с н о в А. Н. (1899). География растений.— К р а с н о в А. Н. (1915). Чайные округа субтропических областей Азии.— М и ч у р и н И. В. (1948). Сочинения, I—IV.— М о л ч а н о в Л. А. (1935). Климатические условия наиболее теплых районов Ср. Азии. В сб. «Субтропические культуры в Ср. Азии».— П р я х и н М. И. (1960а). Вечнозеленые деревья и кустарники в Ленинабаде. Бот. журн., 4.— П р я х и н М. И. (1960б). Пальмы в Ленинабаде. Бот. журн., 5.— Р а т ь к о в с к и й С. П. (1951). Условия, препятствующие естественному расселению хвойных пород в Ср. Азии. Изв. АН УзССР, 3.— Р у с а н о в Ф. Н. (1952). Заметки о юкках. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР 14.— Р у с а н о в Ф. Н. (1955). Деревья и кустарники ботанического сада АН УзССР.— С а а к о в С. Г. (1954). Пальмы и их культура в СССР.— С е л я н и н о в Г. Т. (1929). К вопросу мелиорации климата холодной половины года в субтропической зоне СССР. Тр. по с.-х. метеоролог., XXI, 5.— С х и е р е л и В. С. (1950). О перезимовке растений в Тбилисском ботаническом саду. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 5.— У с м а н о в А. У., Т. И. С л а в к и н а, Р. М. М у р з о в а. (1956). Заметки о ботанической экспедиции в Ферганскую долину и южную Киргизию. Тр. Бот. сада АН УзССР, 5.— Ч и х л а д з е В. Т. (1959). Итоги работ Кызыл-Атрекской опытной станции субтропических культур Туркменской ССР. В сб.: Научные достижения по садоводству, виноградарству и субтропическим культурам.— Ш и р я е в а Н. Г. (1959). Итоги испытания древесных и кустарниковых пород на Южно-Узбекской опытной станции субтропических культур. Тр. Южно-Узбекск. опытно. станц. субтропич. культур, 1.

Институт ботаники
Академии наук
Узбекской ССР,
Ташкент.

Д. Я. Гиргидов

ПРИЧИНЫ ЗАБОЛЕВАНИЯ ПРОБКОВОГО ДУБА
ЧЕРНИЛЬНОЙ БОЛЕЗНЬЮ

С 3 рисунками

(Получено 27 I 1962)

Пробковый дуб (*Quercus suber* L.) относится к числу ценных технических субтропических древесных пород. Промышленная культура его, как проблема важного народнохозяйственного значения, была выдвинута у нас только после победы Октябрьской социалистической революции. Все то, что сделано в этом направлении в Крыму и Западном Закавказье в дореволюционный период, носило характер любительских посевов и посадок. В настоящее время имеются Банаджская, Отраденская и Агудзерская рощи пробкового дуба в возрасте 55—70 лет на Кавказе, рощица в Крыму в Никитском ботаническом саду в возрасте 140 лет, небольшие группы и единичные деревья разного возраста в парках и садах Крыма и Кавказа, а также ряд новых плантаций в Западной Грузии на Черноморском побережье Кавказа.

Главной целью введения пробкового дуба в культуру является получение пробки, вполне удовлетворяющей промышленные требования по качественным и количественным показателям. Исследования качества пробки, проведенные Э. Э. Керном (1933) и С. Г. Ваниным с сотрудниками (1937), показали, что кора пробкового дуба, выращенного в условиях Черноморского побережья Кавказа и Крыма, по своим физико-механическим свойствам является вполне удовлетворительной.

В работах Л. И. Рубцова (1931), Э. Э. Керна (1933), Л. Ф. Правдина (1949а, 1949б), и других отмечены хорошие показатели прироста пробки на Черноморском побережье.

Наши исследования (Гиргидов, 1940) также показали, что прирост коры пробкового дуба в старых указанных выше рощах на Черноморском побережье хороший и не ниже прироста коры пробковых дубов, произрастающих на их родине. Съем производственно спелой коры в советских субтропиках может повторяться через каждые 8—10 лет, как и в естественных лесах пробкового дуба на побережье Средиземноморья. Кроме того, пробковая кора у деревьев, растущих при густом стоянии их, лучшего качества, чем у деревьев, произрастающих на свободе. Хотя последние дают по массе больше пробковой коры, но качество ее хуже (она рыхлая, с одревесневшими частицами).

Пробковый дуб во влажных субтропиках Черноморского побережья Советского Союза при благоприятных почвенных условиях хорошо растет и развивается. Однако он страдает болезнью «черный плач» или «чернильной болезнью», которая является основным бичом этой важной для нашего народного хозяйства древесной породы.

Деревья пробкового дуба, пораженные болезнью «черный плач», теряют свое производственное значение, так как при съеме коры у них повреждается камбиальный слой и дальнейший прирост коры в этих местах становится невозможным, а оголенная часть древесины поражается грибами и тем самым ускоряется гибель деревьев (рис. 1).

Фитопатологическое обследование Банаджской (вблизи Кутаиси), Агудзерской (вблизи Сухуми) и Отраденской (вблизи Ахали Гагры) рощ

пробковых дубов проводились многими специалистами, но наиболее детально их изучал Ф. А. Соловьев (1934). Его исследования выявили большой процент деревьев, пораженных «черным плачем» или «чернильной болезнью», что было подтверждено также В. Г. Балиозом (1936) и нашими обследованиями в течение 1937—1940 и 1960 гг.

По настоящее время не выяснены основные причины, вызывающие эту болезнь.

Исследования А. К. Шишкиной (1947) показали, что на местах с черными пятнами, образовавшимися на коре пробкового дуба, чаще всего встречается фитофтора (*Phytophthora cinnamomi* Rands).

Л. Ф. Правдин (1949б) отмечает, что причину первоначального истечения сока, который служит питательной средой для развития грибов, надо искать, прежде всего, в механических повреждениях пробкового дуба. Поэтому он считает, что для предупреждения заражения пробкового дуба необходимо проявлять осторожность при посадках сеянцев и уходе за ними и защищать стволы от камней, скатывающихся с верхних частей склонов. Кроме того, он рекомендует: при появлении очагов «черного плача», в виде сокоточащих пятен, немедленно вырезать очаг заболевания, захватив здоровый камбий, и смазать это место раствором однопроцентного купороса.

Такое же мнение о причине чернильной болезни пробкового дуба высказывает В. Г. Балиоз (1936). Он даже предложил лечить пробковые дубы от чернильной болезни выскабливанием черных пятен и пломбированием (цементированием) таких мест, считая, что эта болезнь имеет очаговое распространение на стволе; к сожалению, обработанные таким способом деревья продолжают и теперь еще болеть; часть же из них уже погибла.

Наши наблюдения убеждают, что «черный плач», обусловлен не только механическими повреждениями стволов, но и биологическими особенностями пробкового дуба, может быть его отдельных форм, которые в полной мере пока еще не в состоянии приспособиться к новым для них, более влажным условиям среды (повышенная влажность почвы и повышенная относительная влажность воздуха).

Первоначальные признаки заболевания деревьев «черным плачем» обнаруживаются на комлевой части дерева в виде черных расплывчатых пятен на коре, которые появляются вследствие истечения сока из трещин коры и луба. Этот сок в момент истечения бесцветен, но впоследствии,



Рис. 1. «Черный плач» на стволе пробкового дуба. (Отраденская роща пробкового дуба, Ахали Гагра).

под влиянием воздуха и определенной температуры, очевидно в результате окисления таннидов, темнеет и затвердевает.

Вскрытие ряда черных пятен на коре убедило нас, что поражение начинается от камбия и луба. Обособленные друг от друга пятна на поверхности коры являются результатом истечения сока в открытые трещины. При этом луб приобретает бурый цвет, становится рыхлым, с расщепленными волокнами, и издает гниlostный, слабый скипидарный специфический запах.

В начале заболевания древесина не изменяется, но когда болезнь распространяется вверх по стволу и вниз по корням и заражение луба замыкается кольцом, то дерево начинает подсыхать (обычно с верхушки, происходит изреживание кроны, пожелтение и опадение листьев), древесина буреет и темнеет. Кора тоже темнеет и растрескивается на поверхности.

Как правило, в нижней части ствола поражение луба захватывает большую часть его окружности; вверх же по стволу поражение убывает.

Раскопка корневых систем стволов, пораженных «черным плачем», показала, что по коре болезнь распространяется от корневой шейки. У 9-летнего пробкового дубка, выкопанного на плантации «Урта» близ Зугдиди и засохшего вследствие «черного плача», были обнаружены еще здоровые окончания горизонтальных корней, тогда как ближайшие к корневой шейке части корней были уже нежизнеспособны. Отсюда можно сделать предварительный вывод, что болезнь возникает в зоне корневой шейки и распространяется как вверх по стволу, так и вниз по корням (рис. 2).

Характерно, что поражение распространяется вертикальной полосой на большую высоту по стволу. Распространение гнили по окружности ствола проходит медленно; поэтому дерево после поражения живет несколько десятилетий.

«Черный плач» встречается как на молодых деревьях 4—5 лет, так и на взрослых дубах. Сокоистечение у деревьев происходит из мелких трещин в коре, доходящих до слоев древесины.

Трещины на стволе могут образоваться под влиянием низкой температуры, достигающей иногда в районах Кавказского побережья Черного моря минус 12—18°. Выделяющийся из этих трещин сок является благоприятной средой для развития разных грибов (один из распространенных при «черном плаче» грибов — *Phytophthora cinnamomi*), которые разрушают луб, камбий, а затем и древесину и приводят дерево к постепенной гибели.

Можно предполагать, что заболеванию пробкового дуба «черным плачем» способствует высокая влажность почвы и воздуха на Черноморском побережье Кавказа.

Климат юго-западного Средиземноморья, в районах ареала пробкового дуба, отличается умеренно теплой зимой со средней температурой января плюс 5—18° и отсутствием сильных морозов, жарким сухим летом со средней температурой июля 23—28° и дождливой зимой. Количество осадков за год здесь, в зависимости от высоты над уровнем моря, колеблется от 400 до 1000 мм, в среднем 600—800 мм. Обилие осадков в зимний период сменяется длительной засухой летом, продолжающейся 3—4 месяца. Среднегодовая относительная влажность воздуха 66—67%, во время сухих месяцев она падает до 47—48%.

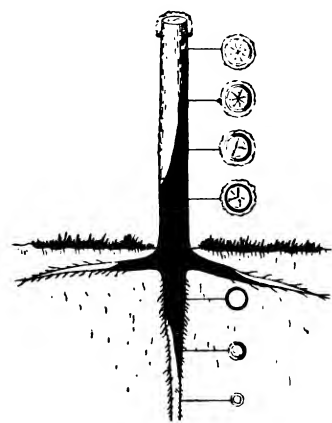


Рис. 2. Распространение заболевания пробкового дуба «черным плачем» от корневой шейки.

Климат же советских субтропиков отличается от Средиземноморья. На Кавказском побережье Черного моря среднегодовая температура 12—15°. Зимой морозы иногда доходят до минус 12—18°, они наносят вред пробковому дубу: отмирают молодые ветки, листва, растрескиваются кора, дуб и древесина ствола. Количество осадков за год на побережье 1300—2500 мм, т. е. в два с лишним раза больше, чем в указанных районах Средиземноморья. Летние месяцы влажные и теплые, благоприятные для развития грибов и бактерий. Относительная влажность воздуха выше, чем в Средиземноморье и колеблется от 70 до 80%.

По целому ряду экологических, морфологических и анатомических признаков (кожистые, плотные, густо опушенные листья, слегка скрученные с краев, мощный пробковый слой, покрывающий ствол и ветки, наличие гипокотилия, обеспечивающее порослевое возобновление, длинный стержневой корень) пробковый дуб является типичным ксерофитом, сформировавшимся в результате длительного воздействия засушливого климата.

В пределах естественного ареала у пробкового дуба устьица на листьях закрыты в течение дня, что сокращает до минимума транспирацию (Medrano и Ugarte, 1922).

Исследования транспирации пробкового дуба, проведенные Е. С. Цветковой в 1934 г. на Кутаисской плантации, показали, что здесь устьица у пробкового дуба не закрываются даже в самые жаркие часы дня. Е. С. Цветкова сообщает: «Устьица пробкового дуба днем открыты так же, как и у других исследованных нами местных пород. Полного закрытия устьиц у пробкового дуба днем не наблюдалось». На родине у пробкового дуба, особенно в летнее время, устьица не раскрываются значительную часть дня, что обеспечивает сохранение влаги. Во влажных же субтропиках на Кавказе пробковый дуб, посредством открытых устьиц, частично освобождается от избытка воды, поступающей в крону из почвы. Учитывая повышенную относительную влажность воздуха на наших плантациях можно полагать, что, несмотря на продолжительное время, в течение которого устьица раскрыты, в деревьях дуба все же остается избыточная влага, и она под большим давлением в виде сока выступает через мельчайшие трещины луба и коры. Таким образом, высокая относительная влажность воздуха при наличии высокой температуры создает благоприятные условия для развития различных вредных грибов на богатой питательной среде, каковой является истекающий сок.

Наши наблюдения показали, что деревья пробкового дуба чаще заболевают в пониженных местах, где выше влажность почвы и воздуха. Наоборот, на хорошо проветриваемых местах, где имеется свободное передвижение воздуха, заболевания реже или совсем отсутствуют; например в Отраденской роще в котловине большинство деревьев пробкового дуба болеют «черным плачем», а на верхней части склона и на хорошо проветриваемом гребне процент больных деревьев резко снижается; большей частью здесь растут абсолютно здоровые деревья. Такое явление можно наблюдать во всех рощах. Кроме того в районах, где относительная влажность воздуха выше, заболеваемость деревьев больше. По нашим наблюдениям процент заболеваемости деревьев увеличивается в направлении от Ялты к Сочи, Гаграм, Сухуми, Кутаиси, Батуми. Известно, что количество осадков и относительная влажность воздуха также повышаются в этом направлении: средняя относительная влажность воздуха в Ялте 66%, в Сочи 70%, в Гаграх 72%, в Сухуми 75%, в Кутаиси 78% и в Батуми 81%. Чернильной болезни нет у деревьев пробкового дуба в возрасте около 100 лет, произрастающих в Никитском ботаническом саду вблизи г. Ялты (рис. 3).

На более возвышенных участках, где нет застоя влажного воздуха, заболеваемость значительно снижается; примером этого могут служить старые деревья пробкового дуба в сел. Иваново-Алексеевка (500—600 м над ур. м.) Сухумского района.

Пробковый дуб, как ксерофит, успешно растет, развивается и имеет хорошее состояние в условиях дренированных и хорошо аэрируемых легких почв при оптимальной для него сухости воздуха.

Н. А. Максимов (1926) отмечает, что транспирация может служить регулятором той степени тургора, которая для данного растения является оптимальной, и что значительное повышение влажности воздуха, прибли-

жение ее к насыщению, может оказаться неблагоприятным для культуры многих ксерофитов и вообще растений, свойственных более сухому климату.

Л. Ф. Правдин (1949а, 1949б) также отмечает, что современный влажный климат Западного Закавказья не вполне соответствует организации пробкового дуба, его экологии и морфологическим особенностям, которые выработались в результате длительного приспособления организма к засушливому климату (т. е. климату побережья Западного Средиземноморья).

Большинство авторов (Lamey, 1897; Medrano u. Ugarte, 1922; Mendes d'Almeida, 1926; Byles, 1937), описывающих условия произрастания пробкового дуба на его родине, подчеркивает, что он не мирится с известковыми почвами. На Кавказе и в Крыму он плохо растет и на почвах, подстилаемых известьсодержащими горными породами. Однако при промышленной культуре дуба все же лучше избегать рендзинообразных почв.

Культуры пробкового дуба в советских субтропиках не-

обходимо закладывать посевом семян, собранных с деревьев, которые проявили известный иммунитет к заболеванию «черным плачем» и приспособились к влажным условиям местопроизрастания. При выборе мест для культур необходимо избегать увлажненных глинистых почв или почв с близким залеганием орштейнового горизонта, а также почв с известняком, выступающим на поверхность. Чтобы облегчить пробковому дубу приспособление к местным очень влажным атмосферным условиям, необходимо выделять для культуры его участки, где застой влажного воздуха невозможен.

Необходимо в дальнейшем разводить преимущественно крупнолистные разновидности пробкового дуба — *Quercus suber* L. var. *occidentalis* Gay или *Q. occidentalis* Gay, которые на их родине называют западным пробковым дубом, и которые произрастают преимущественно в области ланд во Франции и вдоль побережья Атлантического океана.



Рис. 3. Пробковый дуб в возрасте свыше 100 лет, «черным плачем» не страдает. (Ялта, Никитский ботанический сад. 1961 г.).

ЛИТЕРАТУРА

Б а л и о з В. Г. (1936). Промышленное разведение пробкового дуба. Советск. субтроп., 4.— В а н и н С. Г., Ф. А. С о л о в ь е в, Л. А. Б а ж е н о в а и Н. Т. П р и к о т. (1937). Физико-механические и химические свойства коры пробкового дуба, разводимого на Кавказе. Природа, 7.— Г и р г и д о в Д. Я. (1940). Зависимость пробкообразования у пробкового дуба от степени развития кроны и почвенных условий. Тр. Лесотехн. акад. им. Кирова, 57.— Г и р г и д о в Д. Я. (1952). Пробковый дуб. Лес и степь, 7.— К е р н Э. Э. (1933). Материалы по изучению коры пробкового дуба. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., X, 1.— М а к с и м о в П. А. (1926). Физиологические основы засухоустойчивости растений.— П р а в д и н Л. Ф. (1949a). Пробковый дуб и его разведение в СССР.— П р а в д и н Л. Ф. (1949b). Агротехника разведения пробкового дуба в СССР.— Р у б ц о в Л. И. (1931). Агузерская пробковая роща. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., XXVII, 3.— С о л о в ь е в Ф. А. (1934). Болезни и повреждения пробкового дуба, произрастающего на Кавказе. Тр. Лесотехн. акад. им. Кирова, 47.— Ц в е т к о в а Е. С. (1934). Транспирация пробкового дуба на Кутаисской плантации. Отчет Кавказск. экспед. Лесотехн. акад. им. Кирова. Фундамент. биол., Л. (рукопись).— Ш и ш к и н а А. К. (1947). Этиология чернильной болезни пробкового дуба в Грузинской ССР. Тр. инст. защ. раст. АН Грузинск. ССР, IV.— В y l e s В. U. (1937). Report on Cork-oak. Commonwealth Forestry Bureau, Bull., 4, Canberra.— L a m e u A. (1897). Le chene-liege en Algerie.— M e d r a n o L. V. y J. U g a r t e. (1922). El Alcornoguesy El Corcho. Cultivo aprovechamiento e industrias derivadas. Biblioteca agricola espanola Calpe—Madrid.— M e n d e s d' A l m e i d a A. (1926). Le chene-liege en Portugal. Inst. Intern. d'Agri-cult. Actes du 1-er Congres International de sylviculture, Roma.

Ленинградский
научно-исследовательский
институт лесного
хозяйства.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Ф. И. Акакпев

К ПОЛЕВОЙ МЕТОДИКЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ДИНАМИКИ ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ

С 1 рисунком

При изучении древостоя как компонента биогеоценоза и при эколого-физиологическом исследовании древесных пород представляют интерес данные о динамике формирования годичного кольца и его структуре у отдельных индивидуумов. Важно знать также характер изменения этих показателей у оставляемых деревьев при рубках ухода и постепенных рубках, так как с изменением экологических условий изменяются продолжительность деятельности камбия и структура годичного кольца, в частности процент ранней и поздней древесины.



Насечка для взятия образцов камбия и древесины.

Существуют два метода определения динамики годичного прироста в толщину у растущих деревьев. Наиболее простой из них заключается в периодическом измерении диаметра или длины окружности дерева (Шредер, 1879; Харитонович, 1934; Товстолес, 1938; MacDougal, 1938, и др.). Однако с помощью этого метода, как показали исследования В. Г. Овсянникова (1941), нельзя точно определить ни начало пробуждения камбия после зимнего «покоя», ни дальнейший ритм его деятельности, так как диаметр ствола увеличивается не только в результате деятельности камбия, но и от других причин (температурные воздействия, изменение влажности ствола и т. д.). Второй метод определения динамики годичного прироста древесины в толщину базируется на периодическом взятии ее образцов с периферийными годичными слоями с последующим изготовлением срезов и исследованием их под микроскопом (Раскатов, 1946, 1948; Мелехов, 1949; Мелехова, 1949, 1954; Вихров и Енькова, 1953). С помощью этого метода можно установить начало и конец деятельности камбия и структуру годичного слоя.

При изучении динамики формирования годичного кольца елей, различающихся по срокам начала вегетации, автор применял следующую методику. Начиная с 19 мая периодически через каждые 10 дней брались образцы древесины и камбия с растущих деревьев. Места взятия образцов были намечены заранее, причем с таким расчетом, чтобы они располагались по всей длине окружности ствола.

Образцы удобно брать насечкой (см. рисунок), которая забивается по радиусу ствола на глубину 8—10 мм. Выемка насечки сопровождается изъятием образца, имеющего форму цилиндра.

Образцы сразу же помещались в спирт на одни сутки. Затем в течение 15 суток они выдерживались в смеси воды, спирта и глицерина (пропорция 3 : 2 : 1).

Из каждого образца при помощи микротома приготавливались торцовые срезы, которые окрашивались метиленовой зеленью. Препараты готовились на глицерин-желатине.

Измерение ширины слоя древесины, отложенного камбием к моменту взятия образца, производилось с помощью микроскопа, снабженного винтовым окулярным микрометром. Измерения выполнялись не менее чем в трехкратной повторности (по трем радиальным линиям) с точностью до 0.001 мм (одного микрона). Одновременно с этими измерениями измерялась по тем же радиальным линиям ширина прошлогоднего кольца.

Известно, что ширина годичного слоя варьирует и, следовательно, ход формирования его в различных точках по длине окружности ствола имеет индивидуальные особенности. Наблюдения показали, что этот последний фактор часто является очень важным, поэтому изложенный метод в ряде случаев не позволяет получить надежных данных о действительном ритме прироста дерева в толщину.

Для того чтобы на основе периодического измерения прироста древесины на малых образцах вычислить динамику годичного прироста дерева в толщину, необходимо

Вычисление динамики годичного прироста древесины

	№ места взятия образца											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Ширина прошлогоднего кольца на данном участке (в микронах)	1029	1102	1017	921	682	816	827	625	565	575	787	968
Поправочный коэффициент	1.25	1.33	1.23	1.11	0.83	0.99	1.00	0.76	0.68	0.70	0.95	1.17
Прирост за текущий год к моменту взятия образца (в микронах):												
а) измеренный	0	40	98	266	406	564	680	684	639	665	893	1112
б) вычисленный	0	30	80	240	490	570	680	900	940	950	940	950

сделать допущение, что на данном участке ствола камбий, по крайней мере в течение двух лет подряд, вычленяет древесину с одинаковой интенсивностью. Такое допущение позволяет вычислить поправочные коэффициенты, характеризующие относительную интенсивность отложения древесины в местах взятия каждого образца по сравнению со средней. Следовательно, величина коэффициента для каждого участка равна отношению ширины прошлогоднего слоя на данном участке к его средней ширине. Для того чтобы определить среднюю ширину слоя древесины, сформировавшегося к моменту взятия образца, необходимо измеренную ширину на данном участке разделить на соответствующий коэффициент.

Приводим в таблице пример вычисления динамики годичного прироста древесины при средней ширине прошлогоднего слоя 0.826 мм.

Л и т е р а т у р а

Вихров В. Е. и Е. И. Енькова. (1953). Динамика вегетационного прироста древесины рано- и поздно-распускающихся форм дуба в связи с условиями произрастания. Тр. Инст. леса АН СССР, 9. — Мелехов И. С. (1949). Значение типов леса и лесорастительных условий в изучении строения древесины и ее физико-механических свойств. Тр. Инст. леса АН СССР, 4. — Мелехова Т. А. (1949). О формировании годичного слоя ели. Тр. Архангельск. лесотехн. инст., 13. — Мелехова Т. А. (1954). Формирование годичного слоя сосны в связи с лесорастительными условиями. Тр. Архангельск. лесотехн. инст., 14. — Овсянников В. Г. (1941). К изучению образования годичных колец древесины. Научн. зап. Воронежск. лесохоз. инст., 8. — Раскатов Б. П. (1946). Ход прироста древесины дуба в течение вегетационного периода в различных экологических условиях. Научн. зап. Воронежск. лесохоз. инст., 9. — Раскатов Б. П. (1948). К вопросу о формировании годичных колец древесины дуба. Научн. зап. Воронежск. лесохоз. инст., 10. — Товстолес Д. И. (1938). Исследования над приростом сосны. Журн. Инст. бот. АН УССР, 16 (24). — Харитонович Ф. И. (1934). Вегетационный прирост дуба. Тр. Воронежск. обл. н.-и. станц. лесн. хоз., 2 (15). — Шредер Р. И. (1879). К вопросу об увеличении толщины стволов деревьев в различные времена года. Изв. Петровск. землед. и лесн. акад., 1. — Mas Dougal. (1938). Tree growth.

Ленинградский
научно-исследовательский
институт лесного хозяйства.

(Получено 22 XI 1961).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

В. А. Гуляев

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ *CUCURBITACEAE* И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ
ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ СЕМЕЙСТВА

С 3 рисунками

Общие принципы и результаты применения эмбриологического метода для построения филогенетической системы цветковых растений и решения отдельных вопросов систематики высших таксонов очень полно освещены в ряде работ В. А. Поддубной-Арнольди (1930, 1951, 1958). В настоящем сообщении делается попытка рассмотреть накопленные данные по эмбриологии одного из семейств покрытосемянных и показать перспективы использования их в таксономии. В качестве примера выбрано сем. *Cucurbitaceae*, отличающееся большим разнообразием морфологических признаков.

Микроспорогенез и морфология пыльцы

Микроспорогенез изучался у большого количества видов (Kirkwood, 1903; Passmore, 1930). Установлено, что тапетум у всех исследованных видов секреторный, образование микроспор одновременное (симультанное). Нарушений редукционного деления не отмечалось. Тетрады распадаются рано, тетрадная пыльца обнаружена только у *Gurania*. Зрелое пыльцевое зерно двуклеточное. Генеративная клетка большей частью (по крайней мере у *Cucurbitaceae*) сильно вытянутая, форма ее варьирует от каплевидной до веретеновидной (Гуляев, неопубликованные данные).

Морфология пыльцевых зерен изучена слабо (сводку см.: Эрдтман, 1956). Имеющиеся сведения, однако, показывают, что палинологические признаки можно использовать при построении филогенетической системы.

Преобладающим типом у тыквенных является трехбороздчато-поровое (3-colporate) пыльцевое зерно эллипсоидальной, шаровидной или сплюснутой формы. Такого рода пыльцевые зерна встречаются в четырех трибах: *Fevilleae*, *Cucurbitaceae*, *Melothrieae* и *Sicyoideae*. Для части *Sicyoideae* (*Micrampelos*, *Sechium*) и *Cyclantherae* (*Cyclanthera*) характерны многобороздчатые пыльцевые зерна (4—10-colporate). Длина борозд различна; они могут почти совпадать по размерам с порой — переход к экваториально-поровому типу (*Melo*, *Anguria* и др.). Кроме того, встречаются многопоровые (porate) пыльцевые зерна, например у тыквы. Рисунок экины также различен. Чаще всего экина сетчатая или шиповатая.

Оба признака — тип пыльцевого зерна и рисунок экины — имеют значение для систематики. Виды *Citrullus*, например, характеризуются эллиптическими 3-кольпоратными пыльцевыми зернами с сетчатым рисунком. Лишь один вид, таксономизировавшийся как *C. fistulosus* Stocks, имеет более округлые пыльцевые зерна того же типа, но с шиповатой экиной. В настоящее время этот вид выделен в самостоятельный монотипный род *Pracitrullus* Pang. При его выделении особенности морфологии пыльцевого зерна были учтены (Пангало, 1944). Достоверные различия по рисунку экины могут также быть установлены для различных видов одного рода (Гуляев, 1955).

Макроспорогенез и морфология зародышевого мешка

На основании изученного материала приходится констатировать отсутствие каких-либо особенностей заложения археспориальной клетки и макроспорогенеза, позволяющих найти достоверные различия между родами тыквенных. У подавляющего большинства исследованных видов зародышевый мешок развивается по типу *Polygonum*, из халазальной макроспоры. Микропилярная клетка днады в некоторых случаях может отмирать, не делясь или деление ее оказывается нарушенным.

Единственным пока исключением из этого правила является развитие зародышевого мешка *Pracitrullus fistulosus* (Stocks) Pang. У этого вида обнаружен *Allium*-тип зародышевого мешка. Последний развивается из халазальной клетки днады и второе деление мейоза служит первым делением зародышевого мешка (Гуляев, 1962). Наряду с другими признаками, данное обстоятельство подтверждает правильность выделения этого эндемика северо-западной Индии из рода *Citrullus* в самостоятельный

монотипный род. Однако, к сожалению, бинотип *C. fistulosus* Stocks до сих пор можно встретить в специальных работах (см., например: Филов, 1962).

Сравнение морфологии зародышевых мешков (рис. 1) позволяет отметить ряд черт их строения, характерных для всего семейства в целом. Во-первых — относительно крупный яйцевой аппарат при сравнительно небольших размерах самого зародышевого мешка. Длина синергид составляет в среднем около половины общей длины последнего. Это правило не соблюдается для сорно-полевой дыни (*D. Singh*, 1955) (рис. 1, 13). Во-вторых, антиподы в числе трех сохраняются до оплодотворения у большинства видов *Cucurbitaceae*, *Sicyoideae* и, по-видимому, *Cyclanthereae*. В некоторых случаях антиподы отсутствуют на рисунках, например у *Melothria pendula* L. и *Momordica charantia* L., или их оказывается меньше трех — у *Luffa acutangula* (L.) Roxb., *Praecitrullus fistulosus* (Stocks) Pang., *Apodanthera undulata* A. Gray. Для *Fevillea cordifolia* L. установлено большее количество антипод, а именно пять (Kirkwood, 1903). В-третьих, полярные ядра крупные, располагаются непосредственно под яйцевым аппаратом и содержат, как правило, очень крупные ядрышки. Слияние полярных ядер

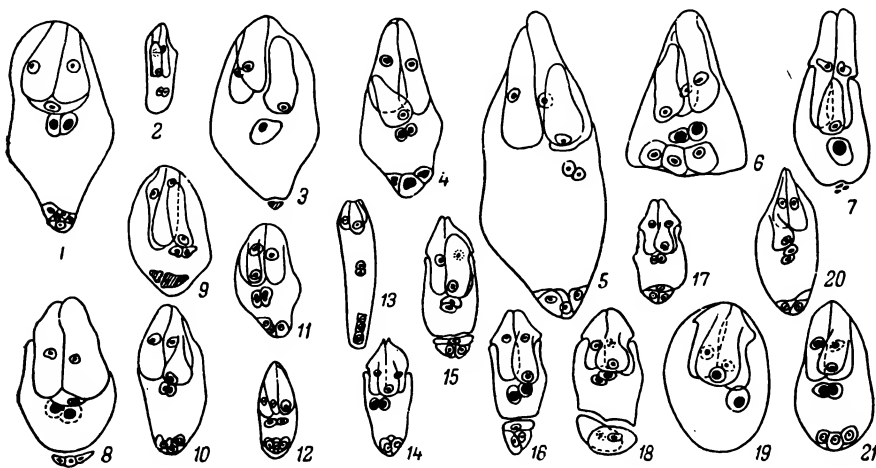


Рис. 1. Зародышевые мешки *Cucurbitaceae* (схематизировано).

1 — *Fevillea*: *Fevillea cordifolia* L.; 2, 3 — *Melothrieae*: 2 — *Melothria pendula* L., 3 — *Apodanthera undulata* A. Gray; 4 — *Cyclanthereae*: *Cyclanthera expodens* Naud.; 5, 6 — *Sicyoideae*: 5 — *Sicyos anguata* L., 6 — *Micrompes lobata* (Michx.) Greene; 7–21 — *Cucurbitaceae*: 7 — *Cucurbita pepo* L., 8 — *C. fistulosa* Bouché, 9 — *Luffa acutangula* (L.) Roxb., 10 — *Lagenaria vulgaris* Sér., 11 — *Benincasa hispida* (Thunb.) Cogn., 12 — *Cucumis myriocarpus* Naud., 13 — *C. melo* L. var. *pubescent* Willd. (= *Melo agrestis* [Naud.] Pang.), 14 — *Melo adana* Pang., 15 — *Citrullus vulgaris* Schrad., 16 — *C. colocynthis* Pang., 17 — *C. colocynthis* Schrad., 18 — *Praecitrullus fistulosus* (Stocks) Pang., 19 — *Momordica charantia* L., 20 — *Bryonopsis acinosa* Naud., 21 — *Trichosanthes anguina* L. (1–7, 9–12, 19–21 — по Kirkwood, 1903; 8 — по Schagen, 1956; 13 — по D. Singh, 1955; 14–18 — по Гуляеву, 1955).

происходит при оплодотворении или непосредственно перед оплодотворением (?). Только в трех случаях Кирквудом отмечено слияние полярных ядер в центральное ядро, причем у видов явно не близких (*Cucurbita pepo* L., *Apodanthera undulata*, *Momordica charantia*).

Центральная клетка, яйцеклетка, а иногда и антиподы содержат значительное количество простых округлых или слегка угловатых крахмальных зерен. Присутствие крахмала в зародышевом мешке наблюдалось у *Cucurbita*, *Melo*, *Bryonopsis*, *Luffa*, *Citrullus*, *Praecitrullus*, *Trichosanthes* и *Cucumis*. Однако можно ожидать, по-видимому, присутствие крахмала и в зародышевых мешках других родов, так как в ряде работ приведены изображения только молодых, не готовых к оплодотворению зародышевых мешков; в это время крахмальные зерна еще не начали формироваться или присутствуют в очень небольших количествах. Распределение крахмала и относительное его обилие могут оказаться диагностическим признаком, разумеется при наличии сравнимого материала, как в отношении возраста зародышевого мешка, так и условий роста исследуемых растений (Гуляев, 1955).

Не менее важно обращать внимание на фазу развития зародышевого мешка и при изучении морфологии его клеток. Даже при беглом взгляде на рис. 1 заметны резкие различия в форме синергид. Если у *Cucurbita pepo*, *Melo adana* Pang., видов *Citrullus*, *Momordica charantia*, *Praecitrullus fistulosus* видны ясно выраженные «крючки», т. е. синергиды резко расширяются на уровне их ядер, то у остальных видов, независимо от принадлежности их к той или иной трибе, этого не наблюдается. Однако делать вывод о значении данного признака как различающего — преждевременно. Сравним, например, изображения зародышевых мешков *Cucumis myriocarpus* Naud. и *Melo adana*

на рис. 1, а также *Citrullus citrullus* Karst. (= *C. vulgaris* Schrad.) у Кирквуда (Kirkwood, 1903) и *C. colocynthis* Schrad. у Джори и Чаудхури (Johri a. Chowdhury, 1957) с приведенными на упомянутом рисунке. Различие объясняется тем, что процесс формирования клеточ зародышевого мешка занимает известное время. Только что сформировавшийся 8-ядерный зародышевый мешок имеет более вытянутую форму, клетки яйцевого аппарата относительно невелики, полярные ядра удалены от последнего, крахмал отсутствует или почти отсутствует. В готовом к оплодотворению, зрелом, зародышевом мешке форма и размеры клеток иные, полярные ядра сближены и находятся под яйцевым аппаратом, накопление крахмала достигает максимума. В той же работе Джори и Чаудхури приведен рисунок, изображающий

тройное слияние; форма синергид в этом случае другая.

Отсюда следует существенный, с моей точки зрения, вывод, что отсутствие единой программы исследований делает практически невозможным использование для целей систематики данных, полученных в разное время различными авторами. В тех случаях, когда мы имеем возможность сравнивать полученные картины, морфология зародышевого мешка может оказаться полезной для диагностики, для подтверждения законности отнесения данного вида к той или иной надвидовой категории. Одна из попыток подобного рода была сделана автором этих строк для *Citrullus* (Гуляев, 1955).

Морфология пылевых трубок

Весьма интересной и характерной особенностью *Cucurbitaceae* является переживание и разрастание пылевых трубок в микропиле и в тканях нуцеллуса после завершения ими своей основной функции. В первых публикациях предполагалась возможность их гаусториальной роли (Longo, 1903), однако в дальнейшем накопились факты, заставляющие усомниться в этом. Опробковения гипостазы, отмеченного Лонго для *Cucurbita pepo*, не найдено у других видов; кроме того, обнаружены и подробно изучены весьма развитые и агрессивные гаустории эндосперма (см. ниже), роль которых, несомненно, гораздо важнее. Стенки разрастающихся пылевых трубок обычно сильно утолщаются — еще одно препятствие к признанию за ними всасывающей функции. По-видимому, более целесообразно считать разрастание пылевых трубок функциональным рудиментом (Тамамшян, 1951).

Рис. 2 может дать представление о различном характере разрастания переживающих пылевых трубок. Так, у *Melothria pendula* и видов *Citrullus* разрастание происходит главным образом в микропиле, у других — в нуцеллярном выросте. Само разрастание может быть небольшим или совсем отсутствовать, как у *Micrampepos* (Kirkwood, 1906); у некоторых тыквенных пылевая трубка полностью вытесняет ткань нуцеллуса над зародышевым мешком и раздвигает интегументы, как у *Cucurbita ficifolia* Bouché (Schagen, 1956) и видов *Melo* (D. Singh, 1955; Гуляев, 1955).

Систематическое значение рассматриваемого признака оценить пока еще трудно, так как не всегда указывается связь изображаемой картины с состоянием зародыша и эндосперма, да и количество изученных с этой стороны видов еще невелико. Однако весьма вероятно, что рассматриваемый признак эволюционировал в пределах семейства и может быть использован в целях таксономии.

Оплодотворение, эндосперм, зародыш

Процесс оплодотворения еще не наблюдался ни у одного из представителей *Cucurbitaceae*. В заметке об оплодотворении у арбуза (Гуляев, 1961) приводятся некоторые данные, относящиеся к процессу оплодотворения, но слияния ядер не удалось увидеть и на этот раз. По косвенным данным можно заключить, что оно происходит быстро и относится к премитотическому типу. Поэтому рисунок Джори и Чаудхури (Johri a. Chowdhury, 1957), упоминавшийся выше, заставляет сомневаться в правильности трактовки ими препарата: при премитотическом слиянии ядра выглядят иначе.

Первичное ядро эндосперма без периода покоя приступает к делениям. Эндосперм, вначале нуклеарный, затем становится клеточным или полностью, или за исключением гаусториального выроста, остающегося ценоклетным, по крайней мере в начале развития.

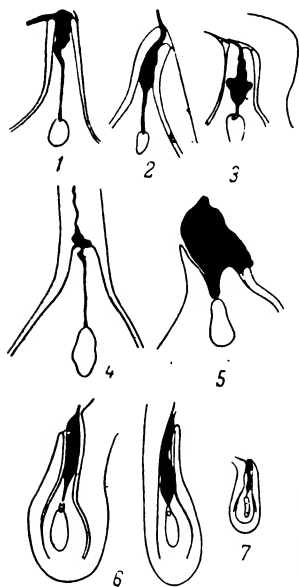


Рис. 2. Поведение пылевых трубок у *Cucurbitaceae* после оплодотворения.

1 — *Micrampepos lobata* (Michx.) Greene; 2 — *Melothria pendula* L.; 3 — *Cucurbita ficifolia* Bouché; 4 — *Citrullus colocynthis* Schrad.; 5 — *Cucurbita ficifolia* Bouché; 6 — *Melo amara* Pang.; 7 — *Cucurbita melo* var. *pubescens* Willd. (1—3 — по Kirkwood, 1906; 4, 6 — ориг.; 5 — по Schagen, 1956; 7 — по D. Singh, 1955).

Зародыш формируется, по-видимому, во всех случаях по типу *Onagraceae* (*Cruciferae*). Большая часть изученных видов следует *Myosurus*-варианту этого типа (Kirkwood, 1903; Souèges, 1939; D. Singh, 1961; Crété, 1962), но встречается также развитие зародыша по *Nicotiana*- и *Trifolium*-вариантам. Подвесок отсутствует или состоит из 1—3 клеток, так как базальная клетка двуклеточного проэмбрио не делится совсем или делится только один-два раза.

Для некоторых родов отмечена полиэмбриония (*Momordica*, *Bryonia*, *Cucurbita*, *Cucumis*, — см.: Schnarf, 1931; Agrawal a. Singh, 1957, и др.).

Морфология эндоспермального гаустория

Эндоспермальный гаусторий отсутствует лишь у *Blastania garcinii* (L.) Cogn. (Чопра, 1954). Подавляющее большинство исследованных видов имеет неветвистые гаустории, трубчатые, прямые или червеобразные, с расширением на конце или без

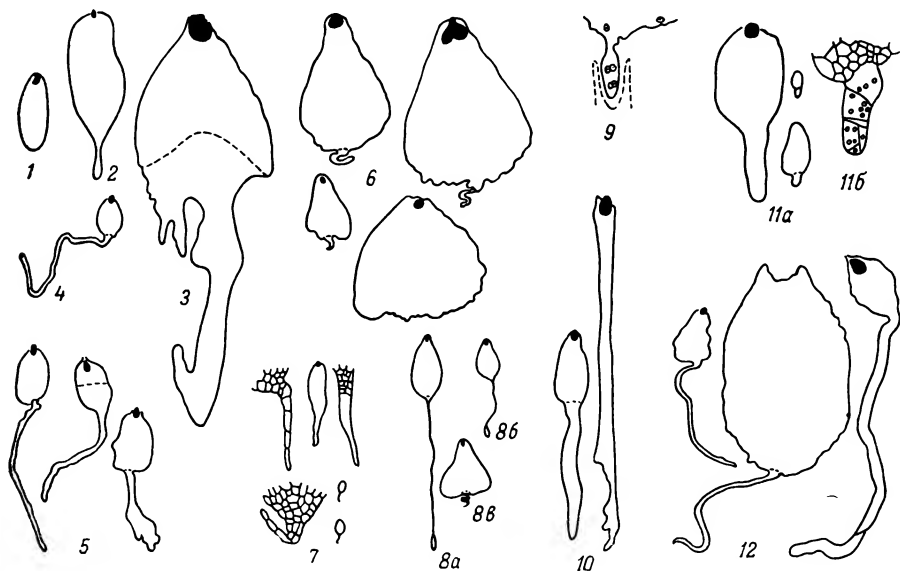


Рис. 3. Различные формы эндоспермальных гаусториев у *Cucurbitaceae*.

1 — *Blastania garcinii* (L.) Cogn.; 2 — *Fevillea cordifolia* L.; 3 — *Sicyos angulata* L.; 4 — *Cucumis sativus* L.; 5 — *C. melo* var. *pubescens* Willd.; 6 — *Citrullus colocynthis* Schrad.; 7 — *Coccinia indica* W. et A., 8a — *Cucurbita mixta* Pang.; 8b — *C. moschata* Duch.; 8c — *C. maxima* Duch.; 9 — *Apodanthera undulata* A. Gray; 10 — *Lagenaria vulgaris* Sér.; 11a — *Citrullus fistulosus* Stocks (*Praecitrullus fistulosus* (Stocks) Pang.); 11b — то же, при большем увеличении; 12 — *Melothria maderaspatana* Cogn. (1, 4, 7, 11 — по Chopra, 1954; 2, 3, 9, 10 — по Kirkwood, 1903; 6 — по Johri a. Chowdhury, 1957; 8 — по Weiling u. Schagen, 1955).

него. Сильно варьирует длина этих образований. Она может быть менее 100 (*Praecitrullus fistulosus*) и более 6000 микронов (*Trichosanthes anguina*, см.: Chopra, 1955) (рис. 3).

В настоящее время, к сожалению, изучено редко более одного вида из каждого рода, но по некоторым работам уже можно судить, что наличие и своеобразное строение эндоспермального гаустория является наиболее характерным эмбриологическим признаком рассматриваемого семейства и наиболее важным с точки зрения систематики. Например, очень сходны по форме и размерам гаустории *Melothria*, *Cucumis*, *Melo* и *Trichosanthes* (Чопра, 1954, 1955; Johri a. Chowdhury, 1957). Три последних рода относятся к трибе *Cucurbitae*, подтрибам *Cucumerinae* и *Trichosanthisinae*. *Melothria* — типовой род трибы *Melothrieae*, но морфологически сходный с *Cucumis*, к которому и относились ранее некоторые его виды. Кроме того, оба рода сходны по строению зародышевого мешка. Возможно, следует еще раз (после Коньо) пересмотреть положение их в системе.

Гаустории *Praecitrullus fistulosus* отличаются по форме и размерам от гаусториев *Citrullus* — еще одно доказательство ошибочности отнесения этого своеобразного растения к арбузам (Чопра, 1954).

Значение морфологии эндоспермального гаустория для систематики удачно продемонстрировано также Вайлингом и Шаген (Weiling u. Schagen, 1955) на примере рода *Cucurbita*. Оказалось, что тыквы Центральной Америки — *C. pepo*, *C. mixta* Pang. и *C. moschata* Duch. — имеют утолщенные на кончике трубчатые гаустории, которые различаются у перечисленных видов только по длине. У южноамериканских *C. fici-*

jolia и *C. maxima* гаустории лишены утолщения на кончике, кроме того, у последней они короткие, толстые и скрученные (рис. 3, 8). Известно, что *C. maxima* с большим трудом скрещивается с остальными видами, поэтому обособленность ее по данному признаку не случайна. Во всяком случае трудно говорить об общем происхождении *C. maxima* и *C. moschata* или *C. mixta*.

Заключение

Приведенные выше факты подтверждают целесообразность привлечения сравнительно-эмбриологических исследований для решения спорных вопросов систематики, даже если эти вопросы касаются отдельного семейства или более мелкой систематической единицы. Однако при этом не следует упускать из виду следующее:

1. Данные сравнительной эмбриологии должны быть достаточно полными; должно быть изучено по крайней мере большинство видов, составляющих рассматриваемую группировку.

2. Используемые сведения должны быть полностью сравнимы (условия выращивания, порядок соцветия и цветка, возраст цветка и т. п.). Значение возрастных изменений было показано выше на примере морфологии зародышевого мешка, но оно не меньше и в других случаях. Условия выращивания особенно важно учитывать при изучении экологически индуцированных образований, например гаусториев.

3. Данные сравнительной эмбриологии могут быть полезными только при условии сопоставления их с данными морфологии, генетики и др. В противном случае трудно избежать ложных выводов. Так, гаустории *Citrullus*, *Luffa*, *Cucurbita maxima* довольно сходны, но весьма сомнительно, чтобы это сходство имело какое-нибудь таксономическое значение, так как другие данные говорят против сближения указанных родов.

Основным затруднением, препятствующим плодотворному применению эмбриологического метода в систематике, является значительная неполнота наших знаний. На примере семейства тыквенных это достаточно хорошо иллюстрируется: из 270 видов его изучено около 10%, причем большинство исследованных видов относится к одной из пяти триб.

Л и т е р а т у р а

- Гуляев В. А. (1955). Применение сравнительно-эмбриологического метода к систематике рода *Citrullus* Schrad. Тр. Плодоовощн. инст. им. Мичурина, 8. — Гуляев В. А. (1961). К описанию процесса оплодотворения у *Citrullus vulgaris* Schrad. Бюлл. ВИРа, 9. — Гуляев В. А. (1962). О типе зародышевого мешка *Praecitrullus fistulosus* (Stocks) Pang. ДАН СССР, 146, 5. — Пангалло К. И. (1944). Новый род семейства *Cucurbitaceae* *Praecitrullus* n. — прапращур современных арбузов (*Citrullus* Forsk.). Бот. журн., 5. — Поддубная-Арнольд В. А. (1930). Эмбриологический метод в систематике покрытосемянных растений. Изв. Ассоциация н.-и. институтов физ. и мат. ИМГУ, III, I-A. — Поддубная-Арнольд В. А. (1951). Значение эмбриологических исследований для систематики. Усп. совр. биол., 3. — Поддубная-Арнольд В. А. (1958). Значение эмбриологических исследований для построения филогенетической системы покрытосемянных растений. Пробл. бот., 3. — Тамашян С. Г. (1951). Рецензия в Бот. журн., 2 на: P. Maheshwari a. B. M. Johri. The occurrence of persistent pollen tubes in *Hydrilla*, *Ottelia* and *Boerhavia* together with discussion of the possible significance of this phenomenon in the life history of Angiosperms. Journ. Ind. Bot. Soc., 29 (1950). — Филлов А. И. (1962). Новые данные о происхождении и классификации арбузов (*Citrullus* Forsk.). Бот. журн., 7. — Эрдтман Г. (1956). Морфология пыльцы и систематика растений. I. Покрытосемянные. — Agrawal J. S. a. S. P. Singh. (1957). Nucellar polyembryony in *Momordica charantia* L. Sci. a. Cult., 22. — Chakravarti A. K. (1947). The development of female gametophyte and seed of *Coccinia indica* W. et. A. Journ. Ind. Bot. Soc., 26. — Chopra R. N. (1953). The endosperm in some members of *Cucurbitaceae*. Curr. Sci., 22. — Chopra R. N. (1954). Occurrence of endosperm haustoria in some *Cucurbitaceae*. Nature, 173. — Chopra R. N. (1955). Some observations on endosperm development in the *Cucurbitaceae*. Phytomorphology, 5. — Cr  t   P. (1962). Embryog  nie des *Cucurbitac  es*. D  veloppement de l'embryon chez le *Cyclanthera explosens* Naud. C. R. Ac. Sci. (Paris), 254. — Johri B. M. a. Ch. R. Chowdhury. (1957). A contribution to the embryology of *Citrullus colocynthis* Schrad. and *Melothria maderaspatana* Cogn. New. Phyt., 56. — Kirkwood I. E. (1903). The comparative embryology of the *Cucurbitaceae*. Bull. N. Y. Bot. Gard., 3. — Kirkwood I. E. (1906). The pollen tube in some of the *Cucurbitaceae*. Bull. of Torr. Bot. Club, 34. — Longo B. (1903). Ricerche sulle *Cucurbitaceae* e il significato del praecorso intercellulare (endotropico) del tubetto pollinico. Atti Accad. dei Lincei, ser. 5, 4. — Passmore S. (1930). Microsporogenesis in the *Cucurbitaceae*. Bot. Gaz., 90. — Schagen R. (1956). Embryologische Untersuchungen am Feigenblattk  rbis (*Cucurbita ficifolia* Bouch  ) nach Bestaubung mit Pollen des Gartenk  rbis (*Cucurbita pepo* L.). Flora, 143. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Singh B. (1953). Studies on the structure and development of seeds of *Cucurbitaceae*. Phytomorphology, 2. — Singh D. (1955). Embryological

studies in *Cucumis melo* var. *pubescens* Willd., Journ. Ind. Bot. Soc., 34. — Singh D. (1931). Development of embryo in the *Cucurbitaceae*. Journ. Ind. Bot. Soc., 40. — Souéges R. (1939). Embryogénie des Cucurbitacées. Développement de l'embryon chez le *Bryonia dioica* Jacq. C. R. Ac. Sci. (Paris), 208. — Weiling F. u. R. Schagen. (1955). Über die Präparation und Gestalt des Endospermhaustoriums bei großsamigen Kürbisarten. Ber. d. D. Bot. Ges., 68.

Всесоюзный
институт растениеводства,
Пушкинские лаборатории,
г. Пушкин, Ленинградской области.

(Получено 15 III 1961).

С. С. Иконников

ОБ ОДНОМ «ПРИСНЕЖНОМ» РОДЕ ФЛОРЫ ВЫСОКОГОРИЙ

С 1 рисунком

При анализе флоры Памира мы обратили внимание на своеобразный облик *Corydalis fedtschenkoana* Rgl. Дальнейшие изыскания показали, что мы имеем дело с особым родом, отличным от рода *Corydalis* DC., в который он долгое время включался, правда с оговорками, что род *Corydalis* очень большой и состоит из разнородных групп, которые можно считать за особые секции или даже роды. Уже Бентам и Гукер (Bentham et Hooker, 1862 : 51) считали, что плоды у *Corydalis* s. l., так разнообразны, что можно различать в нем несколько отдельных родов. На отличие плода *Corydalis fedtschenkoana* Rgl. от плодов других видов хохлаток указывал В. И. Липский (1904 : 18). Позднее М. Г. Попов во «Флоре СССР», при обработке рода *Corydalis* выделил на основании своеобразия плодов два вида — *C. crassifolia* Royle и *C. fedtschenkoana* Rgl. в особую секцию *Oocarpnos* M. Pop. (1937 : 698). Годом раньше Федде (Fedde, 1936 : 137) в монографии *Papaveraceae*, в примечании к роду *Cysticapnos* (Boerh.) Mill., на основании различий в строении плода и своеобразия ареала (Гималаи, западный Тибет и горы Средней Азии), предложил считать эти два вида особым родом — *Cysticorydalis* Fedde. Этот род позднее был принят и М. Г. Поповым (1953 : 49).

Однако на основании статьи 34 «Международного кодекса ботанической номенклатуры» (1959) этот род, как предложенный без латинского диагноза после 1935 г., нельзя считать за действительно опубликованный. Поэтому следует или описать род заново под другим именем, или дать латинский диагноз, сохранив предложенное Федде название. Мы склоняемся ко второму решению.

Cysticorydalis Fedde emend. Ikonn. — Вздутыхохлатка

Planta perennis, Radix cylindrica, ramosa, fibrosa. Folia radicalia infima squamosa, media haud plurima bi-tripinnatisecta vel trisecta. Inflorescentia densa ramosa. Petala 4, unicum basi calcaratum. Pedicelli uniflori, ebracteati. Corolla alborosea vel albolilacina, in sicco lutescens vel fulva. Fructus¹ bullato-inflati, membranacei indehiscentes, subglobosi, stylo tenui coronati ad 3.5 cm in diam., in racemum densum aggregati.

Typus generis: *C. crassifolia* (Royle) Fedde.

Area geographica: Asia Centralis (Kaschmir, Tibet occidentalis), regio Himalaica, Asia Media (Tianschan, Pamiro-Alaj).

Habitat in locis schistosis et in rupibus montium ca 3000—5100 m. s. m.

Affinitas. Genus *Corydalis* DC. affine, sed fructibus bullatoinflatis magnis subglobosis indehiscentibus sat differt. Genus oligotypicum e duobus speciosis constitutum, primo aspecti ob fructuum faciem ad generum *Cysticapnos* (Boerh.) Mill. accedit, sed ab eo differt fructibus indehiscentibus uniformibus mesocarpiis non spongiosis, foliolis ecirrhosis.

Многолетник. Корень цилиндрический, ветвистый, волокнистый. Нижние листья чешуйчатые, срединные листья двух-трехраздельные или трехраздельные. Соцветие плотное кистевидное. Лепестков 4, нижний из них со шпорцем. Цветоножки одноцветковые, без прицветников. Венчик бело-розовый или бело-фиолетовый (в сухом состоянии желтеющий или буро-желтый). Плоды пузыревидно-вздутые, нескрывающиеся, до 3.5 см в диаметре, с тонким столбиком. Соплодие — густая кисть.

Тип рода: *C. crassifolia* (Royle) Fedde.

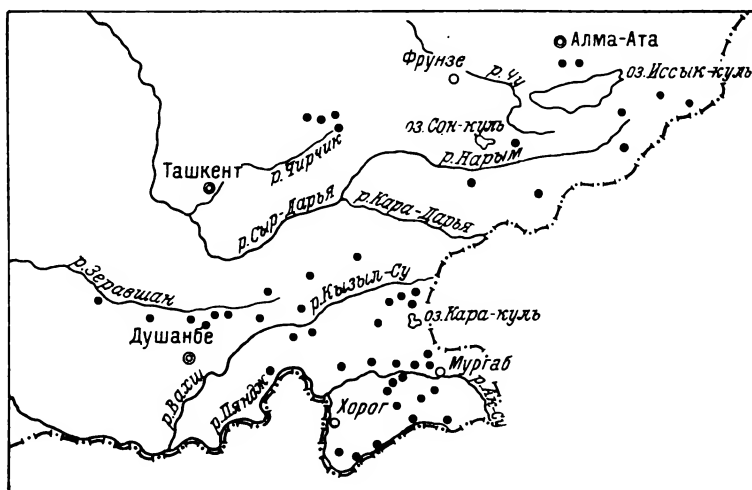
Географическое распространение. Центральная Азия (западный Тибет, Кашмир), Гималайские горы, Средняя Азия (Памиро-Алай, Тянь-Шань).

¹ Устройство и особенности строения плодов *Cysticorydalis*, *Corydalis* и *Cysticapnos* помог выяснит Н. Н. Каден, за что автор приносит ему глубокую благодарность.

Обитает на щебнисто-каменистых осыпях и в скалах на абсолютных высотах 3000—5100 м над ур. м. Родствен роду *Corydalis* DC., но отличается от него крупными, пузыревидно-вздутыми, полушаровидными не вскрывающимися плодами. Внешне, по форме плодов приближается к роду *Cysticarpus* (Boerh.) Mill., но от него отличается не вскрывающимися однородными плодами без губчатого мезокарпия и листочками без усиков.

Род *Cysticorydalis* Fedde (1936) среди *Papaveraceae* является типичным криофитом (Овчинников, 1941), высокогорцем приснежных каменистых и щебнистых осыпей и скал. Многие представители родственного рода *Corydalis* (L.) Medic. обладают лесной природой (Коровин, 1961). По-видимому, мезофитные виды *Cysticorydalis* также являются выходцами из травяного покрова третичных лесов, уцелевшими до наших дней в силу ряда биологических особенностей их роста и развития.

Оба входящие в род вида — *C. crassifolia* (Royle) Fedde и *C. fedtschenkoana* (Rgl.) Fedde — обладают крупными, вздутыми, почти шаровидными (до 1.5—3.5 см в диа-



Ареал *Cysticorydalis fedtschenkoana* (Rgl.) Fedde.

Точки — местонахождения растения.

метре) плодами, которые при созревании не вскрываются, а вместе с семенами разносятся ветром по осыпям и трещинам скал. Весьма архаична и мясистая сизоватая листовая пластинка.

Ареал рода *Cysticorydalis* характерен для высокогорий Средней Азии, западного Тибета и Гималаев и подтверждает наличие связей криофильной флоры Средней Азии с Гималаями, указанных П. Н. Овчинниковым (1941). С другой стороны, такое распространение рода говорит о самобытности высокогорной флоры Средней и Центральной Азии, в частности Памира.

Один вид — *C. crassifolia* (Royle) Fedde — присущ скалам западного Тибета, Гималаев и Кашмира на абсолютных высотах 4000—5100 м над ур. м. (Royle, 1839; Hooker, 1897; Pampanini, 1930).

Другой вид — *C. fedtschenkoana* (Rgl.) Fedde — обычен на щебнистых и каменистых осыпях в горах Памира, Бадахшана, Дарваза, Гиссара, Зеравшана, Алая, Центрального и Западного Тянь-Шаня (см. карту) на абсолютных высотах 3000—4800 м над ур. м.¹ Помимо указанной особенности в строении плодов у вздутоохлатки Федченко, черешки листьев способны сильно вытягиваться и защищать тем самым пластинку листа от засыпания щебнем, а почки помещаются на корневище, спрятанном на 10—15 см под щебнем в хорошо увлажненном, аэрируемом и прогреваемом солнцем слое осыпи (Баранов, 1925). Растение в условиях Памира выдерживает летние заморозки на поверхности в —10—15° при ежедневных отрицательных ночных температурах воздуха.

Иногда в высокогорьях Памира *C. fedtschenkoana* образует в приснежной зоне микроассоциации с проективным покрытием всего 1—5%. Так, например, в районе пер. Тагаркаты (4650 м) на щебнистой осыпи южной экспозиции нами в 1957 г. был отмечен уступок с господством вздутоохлатки с проективным покрытием около 5%. В ее состав входило всего 6 видов: *Cysticorydalis fedtschenkoana* — sp.; *Parrya eriocalyx* Rgl. et Schnalh., *Astragalus charguschanus* Freyn, *A. orthanhtoides* Boriss., *Smelov-*

¹ Ареал составлен на основе просмотра гербарных образцов, хранящихся в Ленинграде, Ташкенте, Душанбе и на Памирской биостанции.

skia calycina (Steph.) C. A. M. и *Poa glauciculmis* Ovcz. — sol. Высота растений не превышала 10 см. Другую микроассоциацию мы встретили в 1953 г. на юго-восточном Памире, на западном склоне массива Ак-Таш на щебнистой осыпи (4100 м) с проективным покрытием около 1 %. В ее состав входили всего 4 вида: *Cysticorydalis fedtschenkoana* — sp.; *Dracocephalum stamineum* Kar. et Kir., *Roegneria czimganica* (Drob.) Nevski, *Dasiphora dryadanthoides* Juz. — sol.

Наконец, род *Cysticorydalis* указывает на характер бывшей флоры высокогорий (в том числе Памира), а также на наличие даже в приснежной флоре реликтовых растений. По-видимому, памирская приснежная флора, как и приснежная флора Кавказа (Федоров, 1942), возникла в результате криофильной эволюции третичной горной флоры. Весьма вероятно, что уже с третичного времени шло параллельное развитие древесно-кустарниковых и травянистых форм. В дальнейшем, из-за изменения природных условий (особенно под влиянием горных оледенений), многие древесно-кустарниковые формы и ряд травянистых погибли, а некоторые, как *Cysticorydalis*, приспособились к новым для них условиям.

Л и т е р а т у р а

Баранов П. А. (1925). К познанию растительности каменистых осыпей. Бюлл. САГУ, 9. — Каден Н. Н. (1955). Плод. Большая сов. Энциклопед., 2-е изд., 33. — Коровин Е. П. (1961). Растительность Средней Азии и южного Казахстана, I. — Липский В. И. (1904). Материалы для флоры Средней Азии. Тр. СПб. бот. сада, 23. — Международный кодекс ботанической номенклатуры. (1959). — Овчинников П. Н. (1941). *Sibbaldia tetrandra* Vge. и вопрос о происхождении криофильной растительности Средней Азии. Сов. бот., 1—2. — Попов М. Г. (1937). Род *Corydalis* Medic. Флора СССР, VII. — Попов М. Г. (1953). Заметки о роде *Corydalis* DC. Бот. мат. Герб. Бот. инст. АН СССР, XV. — Федоров А. А. (1942). Альпийские ковры Кавказа и их происхождение. Изв. Армянск. ФАН СССР, 9—10. — Bentham D. et J. Hooker. (1862). Genera plantarum, I, 1. — Fedde F. in A. Engler u. K. Prantl. (1936). Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2 Aufl., 178. — Hooker J. D. (1875). Flora of British India, I. — Pampalini R. (1930). La flora del Caracorum. Spedizione italiana De Filippi, ser. II, 10. — Regel E. (1882). Descriptiones plantarum novarum rariorumque a Cl. Olga Fedtschenko in Turkestanian nec non in Kokania. — Royle J. (1839). Illustrations of the Botany of the Himalayan Mountains, 1.

Памирская
биологическая станция
Академии наук
Таджикской ССР.

(Получено 23 V 1962).

И. Н. Орлова

АНОМАЛИИ В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ КАК ПРИЧИНА ЧАСТИЧНОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ ЯБЛОНИ

с 2 таблицами рисунков

‘Абазинское красное’ — сорт яблони, широко распространенный в колхозных садах Адлерского района Краснодарского края. Происхождение и научнее помологическое название этого сорта нельзя считать установленными. Сорт отличается хорошим качеством плодов, позднелетним созреванием (съемная зрелость наступает в середине октября), большой лежкостью (плоды хранятся до июня с незначительной потерей от загнивания). Основной недостаток сорта — крайне скудное и неравномерное плодоношение.

Цель настоящей работы — выяснить причины частичной стерильности этого сорта. Выяснение причин стерильности плодовых культур охватывает большой круг вопросов. В нашей работе затронуты лишь некоторые из них. Стерильности плодовых культур, в частности яблони, посвящены работы Остервальдера (Osterwalder, 1910), Хейлборна (Heilborn, 1928), Эйнсета (Einset, 1930), Эльсмана и Фе (Elsmann u. v. Veh, 1931), Фе (v. Veh, 1933), Штейнгерера (Steinberger, 1933), Горчинского (Gorczynski, 1934a, 1934b), Ф. Кобеля (1935), Е. В. Великановой (1937), Ваншера (Wanscher, 1939), Я. Д. Ромашко (1953) и Шнайдера (Schneider, 1953). Этими исследователями установлено, что причинами стерильности яблони могут быть: неблагоприятные условия опыления, стерильность женского полового аппарата, отсутствие оплодотворения, остановка в развитии зародыша на ранних этапах, дегенерация эндосперма; все это приводит к стерильности семян. Если стерильных семян в плоде большинство, то такие плоды опадают на ранних этапах их развития (Ромашко, 1953). Существенным фактором стерильности семян яблони является триплоидия (Veh, 1933; Steinggar, 1933; Gorczynski, 1934a, 1934b; Кобель, 1935; Wanscher, 1939; Schneider, 1953).

Основное внимание в данной работе было обращено на морфологию женского полового аппарата, качество пыльцы 'Абазинского красного' (в сравнении с другим местным, хорошо плодоносящим сортом — 'Мамайским красным'), на наличие или отсутствие оплодотворения зрелых зародышевых мешков, развитие эндосперма и зародыша вплоть до 40-суточного возраста и на сроки опадения завязей в связи со стадиями развития зародышевого мешка и его элементов.

Материал фиксировался жидкостью Карнау через 4, 6 и 24 часа, а затем через 2, 4, 6, 7, 8, 9, 10, 14, 20, 25, 30 и 40 суток после начала цветения. Обработывался он обычными методами при толщине парафиновых срезов 17—25 μ и окраске препаратов гематоксилином по Гейденгайну. Рисунки были сделаны при 600-кратном увеличении микроскопа.

Относительно мужского гаметофита прежде всего следует заметить, что в одном и том же бутоне, как правило, обнаруживались пыльники, находящиеся на различных стадиях развития — от формирования археспоральной ткани до зрелой пыльцы. Были обнаружены единичные случаи образования тетрад, состоящих из 6, 7 и 8 клеток (табл. I, 1, б, в, г). Клетки в таких тетрадах (в пределах каждой из них) различались между собой по величине, а также по размерам ядер. В большинстве же случаев наблюдались нормальные тетрады (табл. I, 1, а). Иногда встречались пыльники со сморщенной, нежизнеспособной пыльцой. Сморщивание пыльцевых клеток в таких пыльниках начиналось еще в стадии тетрад. Подобное явление наблюдал Горчинский (Gorczyński, 1934б) при исследовании триплоидного сорта яблони 'Боскопская красавица'.

Процент прорастания пыльцевых зерен сорта 'Абазинское красное' значительно ниже, чем у сорта 'Мамайский красный', нормально плодоносящего. В 20%-м растворе сахарозы (при температуре 17—19°) проросло 68% пыльцы 'Мамайского красного' и только 7.4% пыльцы 'Абазинского красного'.

Женский гаметофит яблони относится к типу моноспорических восьмиядерных гаметофитов (Магешвари, 1954). Каждая семязпочка 'Абазинского красного' содержит обычно одну материнскую клетку мегаспора, хотя археспорий обычно бывает многоклеточным. Из четырех мегаспор три дегенерируют, и только халазальная мегаспора остается функционирующей. Эта мегаспора сильно увеличивается в размерах и превращается в одноядерный зародышевый мешок; в результате делений ядра он преобразуется последовательно в двухъядерный, четырехъядерный и восьмиядерный зародышевый мешок. В зрелом зародышевом мешке, в его микропиллярной части, находится яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид, в халазальной части располагаются три антиподы и в центре зародышевого мешка — два сближенных полярных ядра. Как правило, в пределах одного плода в один и тот же срок все семязпочки имеют зародышевые мешки, находящиеся примерно на одной и той же стадии развития (Wanscher, 1939). Оплодотворение зародышевых мешков в нашем материале наблюдалось через 6, 7 и 8 суток после опыления. Вскоре после проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок синергиды темнеют и дегенерируют. Оплодотворенная яйцеклетка имеет несколько вытянутую, характерную форму. Ядро ее, как правило, с двумя ядрышками, различимы по размерам. Длительность периода покоя зиготы не установлена. Развитие эндосперма идет по нуклеарному типу и на ранних этапах опережает развитие зародыша. Обычно в первый период развития эндосперма в районе яйцеклетки находится несколько крупных ядер его со множеством ядрышек. Оболочки этих ядер очень плохо видны.

После периода покоя яйцеклетка делится; в результате нескольких делений возникает подвесок и собственно зародыш. Эта стадия наблюдалась в нашем материале через 14—20 суток после начала цветения. В это время ядра эндосперма становятся очень четко обособленными, правильной круглой или овальной формы, со множеством ядрышек. В возрасте 30 суток (после опыления) зародыш бывает многоклеточным, булавовидной формы, ядра эндосперма располагаются равномерно в плазме зародышевого мешка. В 40-суточном возрасте зародыш становится сердцевидным, а эндосперм клеточным.

При анализе материала, собранного для изучения развития женского гаметофита, выявилось большое разнообразие уклонений зародышевого мешка яблони от нормального типа развития, хотя в большинстве случаев семязпочки содержали нормальные зародышевые мешки. Уклонения в развитии женского гаметофита 'Абазинского красного' включали: остановку развития основных зародышевых мешков на ранних этапах дифференциации, изменения в числе их ядер, уклонения в строении яйцевого аппарата, нарушения в дифференциации зародышевых мешков, дегенерацию отдельных элементов зародышевого мешка или зародышевого мешка в целом.

Образование нескольких зародышевых мешков в одной семязпочке яблони — редкое явление (Великанова, 1937; Мейер, 1959). В 40 семязпочках из 180 зафиксированных плодов 'Абазинского красного' встретилось по несколько, чаще всего по 2—3 зародышевых мешка. Происхождение этих зародышевых мешков не установлено. В семязпочках, содержащих несколько зародышевых мешков, они обычно находятся на разных ступенях развития. Наиболее развившиеся зародышевые мешки иногда бывают нормальными (табл. I, 3, а), в большинстве же случаев как более развившиеся, так и дополнительные зародышевые мешки развиваются ненормально. В более развившихся зародышевых мешках часто отсутствует дифференциация элементов, присущих им в норме. На табл. I, 4 изображены зародышевые мешки, в которых при увеличенном

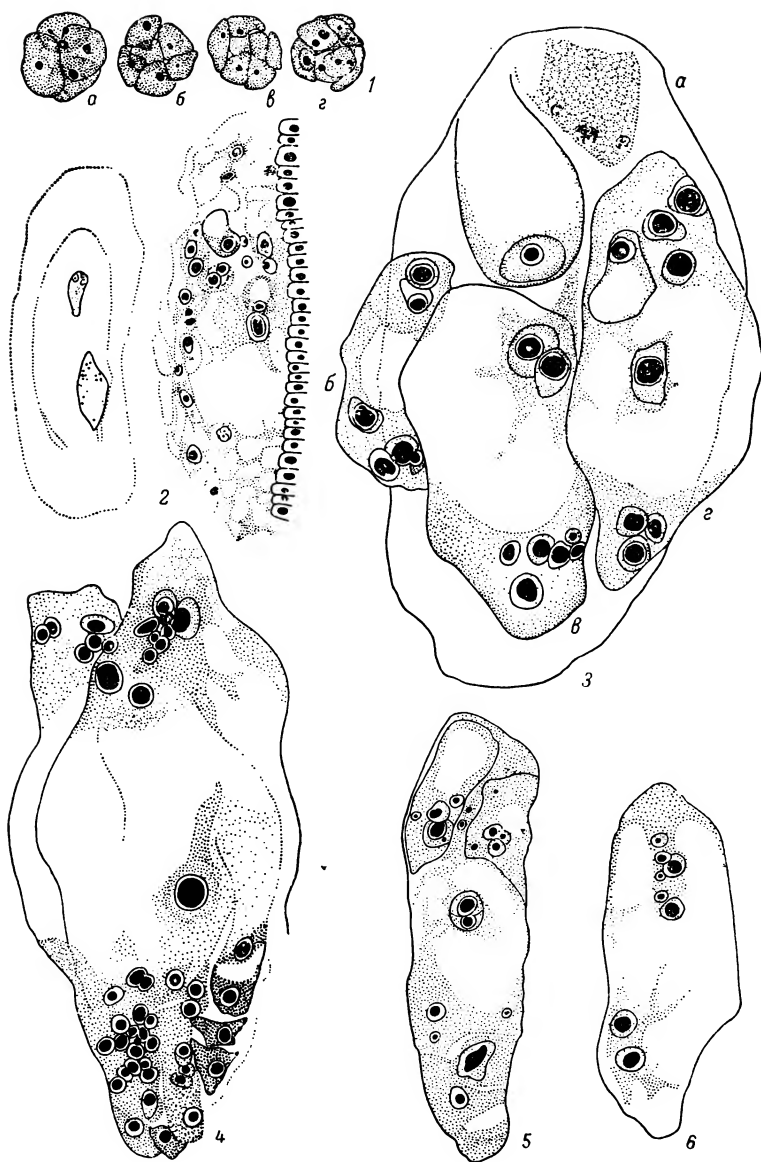


Таблица I (увел. 600)

1 — тетрады, состоящие из 6 (б), 7 (в) и 8 (г) клеток; слева внизу — нормальная тетрада (а). 2 — слева схема семяпочки, справа апоспорический зародышевый мешок, образовавшийся у покрова нуцеллуса; завязь зафиксирована через 24 суток после дополнительного опыления. 3 — четыре зародышевых мешка, находящиеся на разных ступенях развития; наиболее развитый зародышевый мешок — нормальный, но неоплодотворенный (а), два дополнительных — восьмиядерные (в и г), третий — шестиядерный (б); фиксация через 20 суток после начала цветения. 4 — несколько зародышевых мешков в одной семяпочке, ядра их разнообразны по величине и форме; фиксация через 24 часа после дополнительного опыления. 5 — ядер в зародышевом мешке больше восьми, все они различны по величине и характеру; участки плазмы разделены щелями; фиксация через 4 часа после дополнительного опыления. 6 — полярные ядра нормально дифференцированы; остальные ядра зародышевого мешка расположены в тяже плазмы, тянущемся от микропиллярной части к центру зародышевого мешка; фиксация через 6 часов после дополнительного опыления.

числе ядер полностью отсутствует дифференциация свойственных им обычно элементов, причем ядра таких мешков различны по величине и форме. Отсутствие дифференциации, очевидно, делает невозможным оплодотворение этих зародышевых мешков. Ненормальность дополнительных зародышевых мешков заключается в основном в оставании их по темпам развития от более развившихся. Обычно дополнительные зародышевые мешки находятся в стадии деления ядер, в двухъядерной или четырехъядерной стадии. Иногда ядра дополнительных зародышевых мешков бывают многоядрышковыми. Семязпочки, содержащие по несколько зародышевых мешков, встречаются в материале всех сроков фиксации, начиная со дня опыления и до 20 суток после него. В материале более поздних сроков фиксации таких зародышевых мешков найдено не было.

В двух семязпочках были обнаружены зародышевые мешки, возникшие, вероятно, в результате соматической аспории. Об этом можно судить по расположению их в тканях нуцеллуса (табл. I, 2). Подобные факты отмечались у яблони Горчинским (Gorczynski, 1934a) и А. В. Константиновым (1958). Кроме аспорических зародышевых мешков эти семязпочки имеют совершенно нормальные основные зародышевые мешки.

Большинство семязпочек 'Абазинского красного' содержит по одному зародышевому мешку. Было обнаружено, что в некоторых из них не происходит обособления элементов зародышевого мешка вокруг ядер. В таких зародышевых мешках на препаратах видны щели между участками плазмы (табл. I, 5). Ядра их бывают различными по величине и характеру. Иногда обособляются только два полярных ядра, а остальные 6 ядер разной величины расположены в тяже плазмы, тянущемся от микропилярной части к центру зародышевого мешка (табл. I, 6). В некоторых случаях все ядра могут располагаться в центре зародышевого мешка (табл. II, 1). В этом случае все ядра по своему характеру похожи на ядра яйцеклеток в нормально развитых зародышевых мешках. Встречаются зародышевые мешки, в которых вокруг одного или нескольких из таких ядер обособляются элементы зародышевого мешка. Зародышевые мешки с подобного рода отклонениями встречаются преимущественно в материале ранних сроков фиксации. В материале, собранном позже 14 суток после начала цветения, таких отклонений замечено не было. Это наводит на мысль о том, что плоды, в семязпочках которых встречаются такие отклонения, опадают до указанного срока. Подобные отклонения были обнаружены Ваншером (Wanscher, 1939) при исследовании триплоидного сорта 'Coxorange'.

Для исследуемого сорта характерна большая лабильность яйцевого аппарата. Встречаются зародышевые мешки с двумя и тремя яйцеклетками (табл. II, 2). Яйцевой аппарат может прикрепляться сбоку зародышевого мешка. При этом его элементы могут быть вполне нормальными, но иногда дифференциация его клеток может быть нарушена. На табл. II, 3 видна одна деформированная синергида и с ядром, характерным для яйцеклеток, и типичная яйцеклетка с ядром. В зародышевом мешке, изображенном на табл. II, 4, отсутствует дифференциация синергид, в то время как яйцеклетка нормально дифференцирована. В одном зародышевом мешке яйцевой аппарат располагался в его халазальной части, а не в микропилярной, как обычно (обратная поляризация зародышевого мешка). Отклонения от нормы, связанные с лабильностью яйцевого аппарата, встречались только в материале, собранном до 4 суток после начала цветения.

Часто встречаются зародышевые мешки с изменением (обычно в сторону увеличения) числом полярных ядер. Так, на табл. II, 5, при нормальной дифференциации яйцевого аппарата в нормально дифференцированном зародышевом мешке, вместо двух полярных ядер их четыре. Довольно часто в нормальном зародышевом мешке при наличии двух полярных ядер они располагаются не рядом, а на большом расстоянии друг от друга: одно в микропилярной части зародышевого мешка, другое в халазальной его части, что ведет иногда к оплодотворению только одного из них. Такие отклонения встречались при всех фиксациях вплоть до 20 суток после начала цветения. Кроме перечисленных типов наиболее распространенных отклонений, во многих плодах были найдены различные аномалии в строении как самих семязпочек, так и зародышевых мешков; эти отклонения очень разнообразны и встречаются единично, но их нельзя причислить ни к одному из приведенных выше типов отклонений.

В 388 семязпочках из 181 зафиксированного плода наблюдалась дегенерация отдельных элементов зародышевого мешка или всего его в целом. Дегенерация наблюдалась в материале всех сроков фиксации, начиная со стадии плотного бутона. О дегенерации можно судить по более темному окрашиванию плазмы гематоксилином по Гейденгайну. Особенно много дегенерирующих зародышевых мешков в материале, зафиксированном после 10 суток. Дегенерация в эти сроки происходит не только вследствие обнаруженных отклонений от нормального строения зародышевых мешков, но также из-за отсутствия оплодотворения. Имелись случаи дегенерации зародышей при нормально развитом эндосперме и дегенерация ядерного эндосперма при нормально развитом зародыше. Это приводит к общей дегенерации семязпочки. В большинстве же случаев в развитии эндосперма и зародыша на более поздних стадиях не было замечено существенных отклонений. Это, вероятно, зависит от того, что ненормально развивающиеся зародышевые мешки выпадают на ранних стадиях развития, а дальнейшее развитие проходит только наиболее жизнеспособные из них.

Для того, чтобы проследить динамику опадения завязей и сопоставить этот процесс с состоянием зародышевых мешков в сроки массового опадения и после него, был проведен следующий опыт. На каждом из двух подопытных деревьев были выделены по две крупные ветви, находящиеся в наилучших условиях в кроне дерева. Цветки на каждой ветви были тщательно сосчитаны и затем производился подсчет завязей, остав-

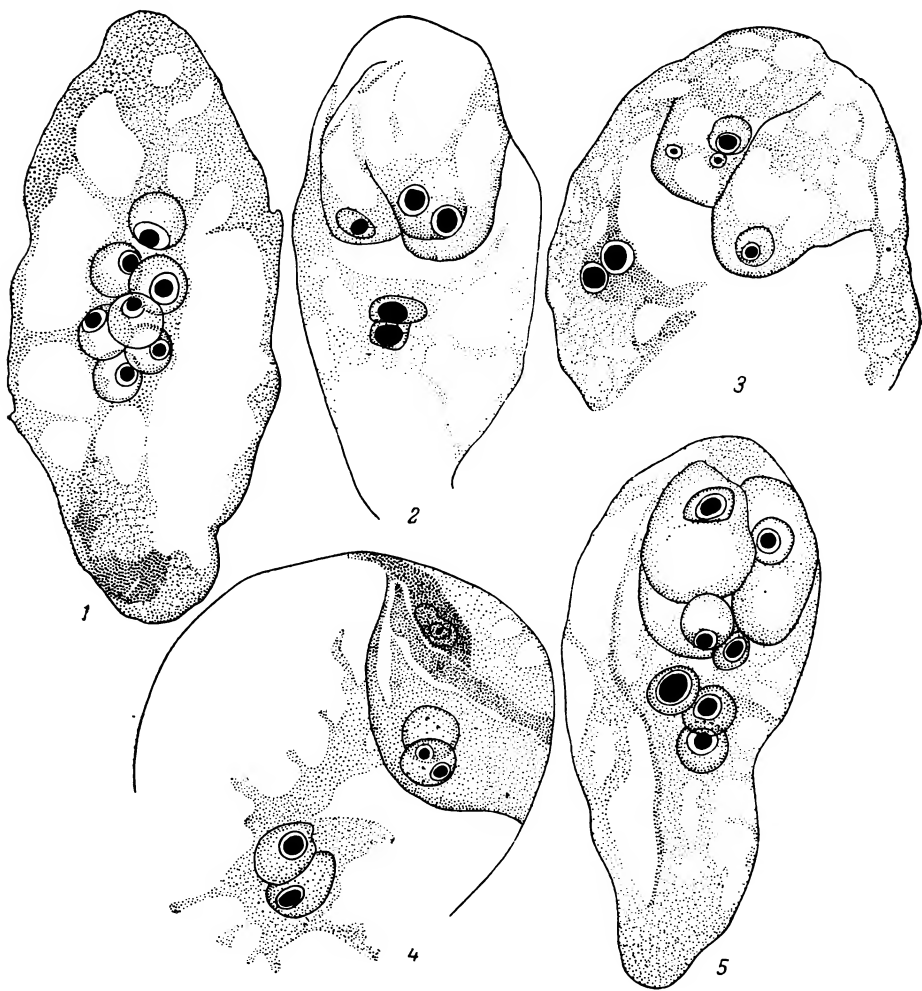


Таблица II (увел. 600)

1 — все семь ядер расположены в центре зародышевого мешка и по своему характеру похожи на ядра яйцеклеток нормально развитых зародышевых мешков, фиксация через 24 часа после дополнительного опыления; 2 — зародышевый мешок с тремя яйцеклетками; фиксация через 4 суток после начала цветения; 3 — яйцевой аппарат, состоящий из одной деформированной синергиды и яйцеклетки, фиксация через 4 часа после начала цветения; 4 — нормально дифференцированная яйцеклетка; отсутствует дифференциация синергид; фиксация через 4 часа после дополнительного опыления; 5 — зародышевый мешок с четырьмя полярными ядрами; фиксация через 24 часа после дополнительного опыления.

шихся на ветвях к каждому сроку фиксации эмбриологического материала. Данные подсчетов представлены в таблице (стр. 92), где показана динамика опадения завязей в зависимости от количества содержащихся в них нормальных семязачатков к каждому сроку фиксации.

Основная масса завязей опадает в срок между 14-ми сутками и 25-сутками после начала цветения. Как было указано выше, многие типы отклонений встречаются в материале, собранном до 14 суток. Такие отклонения, как остановка развития зародышевых мешков в случаях, когда в одной семязачатке их имеется несколько, остановка развития единичных зародышевых мешков на ранних этапах, вызванная ненормальной дифференциацией их элементов, ненормальное расположение и ненормальная дифференцировка яйцевого аппарата, нарушения в числе полярных ядер — такие отклонения или вовсе не встречаются в материале старше 14 суток, или встречаются очень редко, и тогда зародышевые мешки имеют явно нежизнеспособный вид. Они не оплодотворяются

Динамика опадения завязей в зависимости от количества содержащихся в них нормальных семян

		Срок фиксации после начала цветения (сутки)								Процент завязей, оставшихся на ветвях к 40-м суткам
		1	4	8	14	20	25	30	40	
Среднее число нормальных семян, приходящееся на каждую завязь в каждый срок фиксации		7.6	7.3	6.8	4.4	4.3	3.5	3.4	7.2	—
Количество цветков завязей, оставшихся на ветвях к каждому сроку фиксации	1	116	116	116	116	72	4	1	—	0
	2	60	60	60	60	34	1	—	—	0
	3	100	100	100	94	8	5	4	4	4
	4	70	70	70	64	21	17	13	3	4.3

и дегенерируют. Такие отклонения, как увеличение числа яйцеклеток, не ведут к стерильности семян. Это подтверждается фактом образования двух зародышей в одном зародышевом мешке. В материале, собранном после 14 суток, семена, содержащие по несколько зародышевых мешков, наблюдались только дважды, причем наиболее развитые из этих зародышевых мешков, хотя и казались нормальными по виду, но оплодотворены не были. Семян с апоспермическими зародышевыми мешками в таком возрасте не наблюдалось. В завязях возраста 14—20—25 суток (после начала цветения) встречалось особенно много случаев дегенерации зародышевого мешка или всей семечки.

Все приведенные факты говорят о том, что обнаруженные отклонения сильно влияют на фертильность семян 'Абазинского красного' и являются одной из причин опадения завязей. Однако в культуре встречаются сорта плодовых, которые способны образовывать плоды или вовсе бессемянные, или с минимальным количеством семян (Великанова, 1937). Такие сорта склонны к партенокарпии. Очевидно, что 'Абазинское красное' является сортом, не обладающим такой склонностью, так как опадение завязей у него зависит от содержания в них нормальных семян (см. таблицу).

На каждый здоровый плод, снимаемый с дерева сорта 'Абазинское красное' в возрасте 40 суток, т. е. после того как произошло массовое опадение завязей, приходится в среднем по 7.2 нормально развитых семян. Вероятно — это то минимальное количество семян, при котором плоды 'Абазинского красного' способны удерживаться на дереве. При анализе же материала было обнаружено, что на каждый из 10 плодов, снятых в возрасте 14 суток (после начала цветения) приходится по 4.4 более или менее нормальной семечки. К нормальным здесь отнесены все семечки, у которых не наблюдается явной дегенерации или явной дегенерации зародышевых мешков, хотя во многих семечках встречаются зародышевые мешки, отставшие в развитии, и оплодотворенные зародышевые мешки нормального строения. Вероятно, завязи 'Абазинского красного' удерживаются на дереве до тех пор, пока на каждую завязь приходится примерно по 7 здоровых семян. Как только это количество нормально развитых семян уменьшается, начинается массовое опадение завязей. Многие из плодов, уцелевших на дереве после массового опадения, погибают затем от вредителей. На деревьях остаются лишь единичные плоды у самой вершины кроны.

Из вышесказанного следует, что женская генеративная система сорта 'Абазинское красное' очень неустойчива. В развитии зародышевого мешка найдены отклонения от нормального типа развития, большинство из которых влияют на фертильность семян, а следовательно и на плодоношение. Эти отклонения вызывают дегенерацию отдельных элементов зародышевого мешка или всего его в целом до оплодотворения. Понижает фертильность также дегенерация нормально развитого зародышевого мешка из-за отсутствия оплодотворения. Кроме того, продолжается дегенерация зародышей на ранних этапах развития и дегенерация эндосперма в ядерной стадии. Все это ведет к стерильности семян в плоде, которая в свою очередь приводит к опадению завязей у изученного сорта яблони — 'Абазинского красного'.

Л и т е р а т у р а

Великанова Е. В. (1937). Причины бессемянности у некоторых плодовых растений. В кн.: Селекция плодово-ягодных растений. — Кобель Ф. (1935). Научные основы пловодства. — Константинов А. В. (1953). Апоспория у яблони. ДАН СССР, 120, 5. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосемянных. — Мейер К. И. (1953). Женский гамеогит и развитие семени у яблони. Бюлл. МОИП, Отд. биол., 3. — Ромашко Я. Д. (1953). О влиянии развития семян на рост и удержание плодов яблони на деревьях. Бот. журн. АН УССР,

3. — Einset O. (1930). Gross-umfruchtfulness in the apple. New York Agric. Exp. Stat. Techn. Bull. 159: 241. — Elsmann E. u. R. V. Veh. (1931). Beiträge zur Frage nach den Befruchtungsverhältnissen der für Deutschland wirtschaftlich wertvollen Kern-Stein- und Beerenobstsorten. Gartenbauwiss., 6, 1. — Gorczynski F. (1934a). Untersuchungen über die Entwicklung der Samenanlage und des Embryosackes bei der Apfelsorte «Schöner von Boskoop». Acta Soc. Bot. Poloniae, XI, 87. — Gorczynski F. (1934b). Cytologische Analyse einiger Pollenentwicklungsvorgänge bei der Apfelsorte «Schöner von Boskoop». Acta Soc. Bot. Poloniae, XI, 103. — Heilborn O. (1928). Cytologische Studien über Pollen Sterilität von Apfelsorten. Sv. Bot. Tidskr., 22:185. — Osterwaller A. (1910). Blütenbiologie, Embryologie und Entwicklung der Frucht unserer Kernobstbaume. Landw. Schweiz., 39—917. — Schneider G. W. (1953). Megagametogenesis and embryology in a diploid and aneuploid apple. Am. Journ. Bot., 40, 3. — Steinegger P. (1933). Cytologisch bedingte Ei- und Zygotensterilität bei triploiden Apfelsorten. Ber. Schweiz. bot. Ges., 42, 285. — Veh R. v. (1933). Ergebnisse einer entwicklungsgeschichtlich-cytologischen Untersuchung der Samenanlagen der Apfelsorte «Schöner von Boskoop». Züchter, 5, 77. — Wanscher I. H. (1939). Contribution to the cytology and life history of apple and pears. Roy. Vet. a. Agr. Coll. Copenhagen.

Всесоюзный институт
растениеводства,
Ленинград.

(Получено 23 III 1961).

М. В. Ошуркова

ПЕРВАЯ НАХОДКА МЕГАСПОР *STAUROPTERIS BURNTISLANDICA* P. Bertr. В КАМЕННОУГОЛЬНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

С 1 таблицей фотографий

Папоротники рода *Stauropteris*, состоящего из двух видов: *St. burntislandica* P. Bertr. и *St. oldhamia* Binney, являются единственными известными представителями семейства *Stauropteridaceae*.

Окаменелости рахиса и его дихотомированных ветвей, принадлежащие этим растениям, известны из отложений нижнего и верхнего карбона Западной Европы (Англия, Шотландия) и из пенсильванских отложений Северной Америки.

Первоначально представители рода *Stauropteris* рассматривались как равноспоровые папоротники. Был найден и описан (Scott, 1906) микроспорангий *St. oldhamia* Binney, содержащий мелкие (до 30 м), гладкие, с трехлучевой щелью разворачивания микроспоры. Значительно позднее было доказано (Surange, 1952), что своеобразные железки *St. burntislandica*, описанные как *Bensonites fusiformis* R. Scott (Scott, 1908) являются ни чем иным, как мегаспорангиями данного вида.

Путем исследования непрерывной серии тонких срезов мегаспорангия *St. burntislandica* и химической обработки его окаменелостей было установлено, что мегаспорангий в основании состоит из разросшейся массы паренхимы, а в верхней части содержит тетраду мегаспор из двух крупных фертильных и двух мелких абортивных спор (см. таблицу, 1).

Из угленосных отложений динанта и намюра Ирландии, Шотландии и Англии был описан (Chaloner, 1958) новый тип изолированных тетрад мегаспор, названных *Didymosporites scottii* Chal. (см. таблицу, 2). Уникальный характер строения найденных тетрад, состоящих всегда из двух фертильных и двух абортивных спор навел описавшего их автора на мысль об их принадлежности к *St. burntislandica*. Проведенное затем сравнительное изучение изолированных тетрад мегаспор *D. scottii* и тетрад мегаспор, выделенных из мегаспорангиев *St. burntislandica*, подтвердило правильность сделанного вывода.

Настоящая статья посвящена описанию мегаспор *St. burntislandica*, обнаруженных в углистом аргиллите в интервале пластов D_8 и D_9 долинской свиты (датируемой среднекарбонным возрастом) в Тентеском месторождении и Карагандинского бассейна.¹

Stauropteris burntislandica P. Bertr. [см. таблицу, 3, 4, 5 (мегаспоры)].
Stauropteris burntislandica Surange, 1952, табл. 4, фиг. 29, 30 (мегаспорангий с мегаспорами).

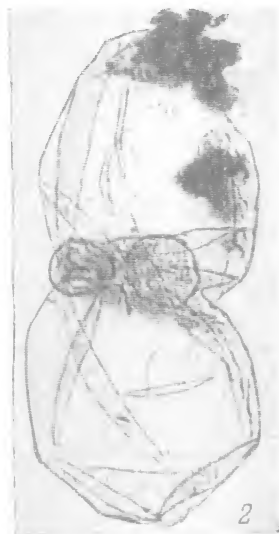
Didymosporites scottii Chaloner, 1958, фиг. 1a, b, c, фот. 1, 2 (изолированные мегаспоры).

Г о л о т и п (мегаспоры). Происходит из отложений самого верхнего динанта Ирландии (Chaloner, 1958, фиг. 1a, фот. 1).

¹ А. А. Любер (устное сообщение) встретила аналогичные тетрады, описав их как «мешковидные образования», в Карагандинском бассейне в отложениях карагандинской свиты, в пласте K_{16-17} (датируемом намюрским возрастом).

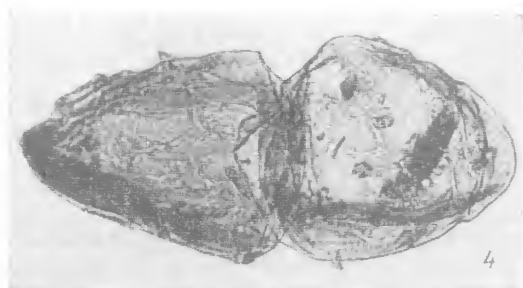


p
spb
m
spc



2

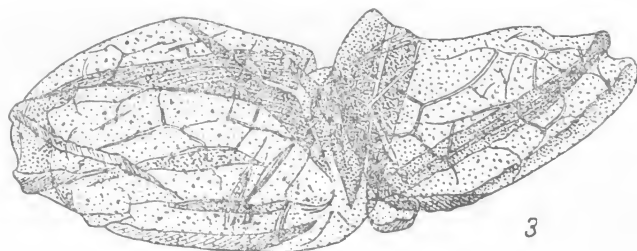
sp



4



5



3

1 — продольный срез мегаспорангия *Stauropteris burntislandica* P. Bertr. (по K. R. Surange, 1952; увел. 149): *sp* — тело мегаспорангия, *spb* — спорангиальная полость, *spb* — спорный мешок, *m* и *p* — мегаспоры; 2 — *Didymosporites scotti* Chal. (по W. G. Chaloner, 1958, увел. 150), изолированная тетрада мегаспор; 3 — тетрада мегаспор *Stauropteris burntislandica* P. Bertr., видны две крупные фертильные споры и в нижней части на линии стыка одна мелкая abortивная спора, хорошо различим сетчатый узор кутикулярной оболочки (Карагандинский бассейн, Тентекское месторождение, скважина 2275, глубина 268.5 м, препарат № 1994-II, увел. 200); 4 — то же, препарат № 3142-I, увел. 170; 5 — то же, препарат № 3579-II, увел. 170.

О п и с а н и е. Тетрады мегаспор состоят из четырех спор с трехлучевыми щелями разverzания, причем две из них крупные фертильные и две мелкие абортивные. Длина тетрад колеблется от 325.8 до 423.5 μ (с наиболее часто встречающимся размером в 347.5 μ); ширина (при измерении максимальной ширины фертильной споры под прямым углом к линии длины) — 141.2 до 152.0 μ (с наиболее часто встречающимся размером в 141.2 μ). Фертильные споры тонкостенные, с множеством складок смятия экзиги. Абортивные споры располагаются на линии контакта фертильных спор и иногда трудно различимы. Они сплюснутые, более или менее округлые в очертании, от 32.6 до 43.4 μ в диаметре.

Все тетрады заключены в свободную кутикулярную оболочку, образующую тонкий, неправильный сетчатый узор на поверхности фертильных мегаспор.

В исследованном образце выделено свыше 100 экземпляров тетрад мегаспор хорошей сохранности.

С р а в н е н и е. Описываемые тетрады обнаруживают исключительное сходство с голотипом данного вида и с тетрадами мегаспор, выделенными из мегаспорангия *Stauropteris burntislandica* P. Bertr. Все они представляют собой измененную тетраду мегаспор, представленную парой больших фертильных и двумя мелкими абортивными спорами, заключенными внутри кутикулярной пленки. Такое строение тетрад является уникальным как среди живущих, так и среди ископаемых растений. Небольшие различия в размерах изолированных тетрад и тетрад, выделенных из спорангия (см. таблицу), могут быть отнесены к их различному состоянию и к условиям захоронения.

Г е о л о г и ч е с к и й в о з р а с т и р а с п р о с т р а н е н и е. Мегаспоры *St. burntislandica* встречаются в отложениях нижнего и верхнего карбона Ирландии, Шотландии и Англии.

М е с т о н а х о ж д е н и е. Карагандинский бассейн, Тентекское месторождение, долинская свита, скважина 2275, глубина 268.5 м, препараты №№ 1994, 3142, 3579.

Размер тетрад мегаспор различного происхождения

Местонахождение тетрад	Длина тетрады (в μ)	Ширина тетрады (в μ)	Диаметр абортивных спор (в μ)
Тетрады мегаспор, выделенные из спорангия (по Chaloner, 1958)	404.0—467.0	165.0—214.0	27.0—55.0
Изолированные тетрады мегаспор из динанта и намюра Англии (по Chaloner, 1958)	360.0—582.0	146.0—257.0	31.0—63.0
Изолированные тетрады мегаспор из среднего карбона Караганды	325.8—423.5	141.2—152.0	32.6—43.4

Обнаружение тетрад мегаспор *St. burntislandica* в отложениях долинской свиты, датированной среднекарбовым возрастом, не противоречит возрастному диапазону данного вида в Западной Европе (динант—намюр)¹. Это служит дополнительным доказательством уже ранее установленной флористической общности Карагандинского бассейна с субтропической вестфальской растительностью европейских каменноугольных бассейнов.

Тетрады мегаспор *St. burntislandica* P. Bertr. впервые определены на территории Советского Союза. Нахождение их в отложениях Карагандинского бассейна указывает на крайний восточный пункт распространения данного вида.

Л и т е р а т у р а

Chaloner W. G. (1958). Isolated megaspore tetrads of *Stauropteris burntislandica*. Ann. Bot., n. ser., 22, 86. — Scott D. H. (1906). The occurrence of germinating spores in *Stauropteris oldhamia*. New Phyt., 5. — Scott R. (1908). On *Bensonites fusiformis* sp. nov., a fossil associated with *Stauropteris burntislandica* P. Bertrand and on the Sporangia of the latter. Ann. Bot., 22, 88. — Surange K. R. (1952). The morphology of *Stauropteris burntislandica* P. Bertrand and its megasporangium *Bensonites fusiformis*. R. Scott, Phil. Trans. Roy. Soc. Lond., 237 B.

Лаборатория геологии угля
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 2 I 1962).

¹ В понимании советских геологов это нижний—средний карбон.

Ю. Н. Пешатаев

ПИХТА СИБИРСКАЯ НА ЗАПАДНОЙ ГРАНИЦЕ СВОЕГО АРЕАЛА

С 1 рисунком

Для познания истории растительного покрова нашей страны большое значение имеет исследование ареалов главнейших растений. Особенно древесных пород. Целый ряд древесных пород сибирского происхождения, в том числе пихта сибирская *Abies sibirica* Ldb., в настоящее время не достиг предела в своем распространении на запад, хотя климатические условия, видимо, не препятствуют их продвижению.

Сведения о пихте сибирской содержатся во многих работах (Кеппен, 1885; Гуман, 1917; Сукачев, 1934, 1938; Васильев, 1935, 1949; Корчагин, 1940; Нейштадт, 1957, и др.). Большинство указанных исследователей, начиная с Ф. Кеппена, обращает внимание на то, что в настоящее время сибирская пихта находится в стадии расширения своего ареала к западу и к югу, проникая в еловые леса на хорошо аэрируемых богатых почвах. В связи с этим вопрос о современной западной границе пихты заслуживает особого внимания со стороны ботанико-географов и геоботаников.

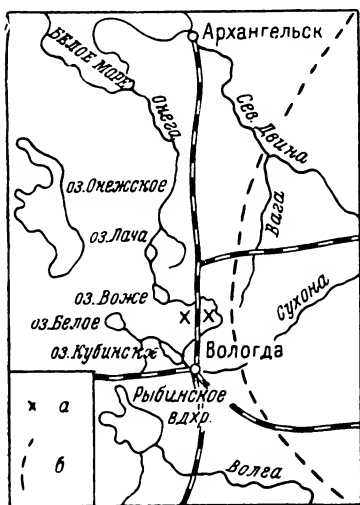


Схема западной части ареала пихты сибирской. Масштаб 1 : 10 000 000.

а — местонахождение пихты в окрестностях развезда Кадниковского; б — граница пихты по В. Н. Сукачеву (1934).

Пихта сибирская, согласно многим исследователям, обладает экологическими и биологическими свойствами, которые позволяют ей внедряться в темнохвойные леса, главным образом еловые. Эти свойства хорошо были изучены В. В. Гуманом (1917). Прежде всего, пихта сибирская наиболее теневынослива среди наших хвойных пород и поэтому может селиться под пологом целого ряда других темнохвойных пород. Морозостойкость пихты позволяет ей произрастать в суровых климатических районах. Узкая крона и глубокая корневая система делают ее стойкой и к ветровалам, что помогает ей конкурировать с елью. Пихта лучше выдерживает аллювиальный режим в поймах рек, чем другие хвойные породы. Способность к вегетативному размножению помогает ее расселению. Меньшая повреждаемость короedами по сравнению с елью также повышает выживаемость пихты.

Вместе с тем у пихты есть целый ряд отрицательных особенностей, которые в значительной степени замедляют ее продвижение к западу, не дают ей возможности занимать большие площади и господствовать в большинстве районов европейской темнохвойной тайги. Почти все авторы вслед за В. В. Гуманом (1917) утверждают, что пихта сибирская наиболее требовательная к почвенным условиям порода по сравнению с другими хвойными в европейской России. Общезвестна приуроченность ее к карбонатным и хорошо дренированным суглинкам с достаточным увлажнением, но не застойного типа (Корчагин, 1940, и др.). При заболачивании пихта выпадает из древостоя. А. А. Корчагин указывает также, что пихта сибирская почти всюду растет хуже, чем ель, и ее бонитет ниже на один класс. Чувствительность к поздним весенним заморозкам, менее энергичное, чем у ели, семяношение, поздняя возмужалость (с 60—70 лет), малая всхожесть семян и быстрая ее потеря, выпадение семян в сентябре, когда нет наста и недалекий разнос их из-за большого веса, чем у ели, частая повреждаемость

бурой гнилью, плохое и медленное восстановление после пожаров — все это в значительной степени ограничивает распространение пихты сибирской.

В Харовском районе Вологодской области, где расположена Северная станция Института леса АН СССР, мною неоднократно встречалась пихта сибирская в окрестностях разъезда Кадниковского как по восточную, так, реже, и по западную сторону Северной железной дороги. Здесь можно встретить невысокие (2—4 м высотой) деревца пихты, при слабопроточном увлажнении на слабоподзолистых почвах, сформированных на моренном карбонатном суглинке. В этих условиях наблюдалось часто вегетативное размножение пихты укоренением нижних ветвей. Эти местонахождения пихты сибирской расположены значительно западнее точек, указанных прежними исследователями (Кеппен, 1885; Сукачев, 1934).

Особого внимания заслуживает встреченный нами участок ельника чернично-кисличного, в состав древесного яруса которого входила пихта сибирская. Этот фитоценоз находится в 11 квартале Кадниковского лесничества Харовского лесхоза, в 12 км к востоку от разъезда Кадниковского. Участок чернично-кисличного ельника с примесью пихты занимает нижнюю треть очень пологого склона холма и имеет незначительную ширину (50 м). Выше по склону он переходит в ельник черничный с пятнами *Sphagnum girgensohnii* Russ., *Equisetum silvaticum* L. и кислицей. Ель здесь достигает высоты 22—24 м и диаметра стволов на высоте груди 40—50 см. Ниже по склону, где увлажнение несколько выше, наблюдался переход в ельник чернично-снытевый с зелеными мхами и влаголюбивым разнотравьем.

Описание было произведено 11 августа 1955 г. Уровень грунтовых вод (вернее, верховодки) был в это время на глубине 95 см от поверхности почвы. Поверхность почвы была сильно захламлена старым замшелым валежником. Микрорельеф очень резко выражен из-за значительных пристоволовых повышений. Почва может быть отнесена к слабоподзолистой, сформированной на моренном карбонатном суглинке.

Почвенный разрез следующий:

- 0—6 см, A_0 — подстилка темно-бурого цвета, густо пронизана корнями травянистых, кустарниковых и древесных растений.
- 6—19 см, A_1 — темно-бурый, влажный, суглинистый, ореховато-комковатый с белесыми вкраплениями кварца, рыхлый горизонт, пронизан корнями.
- 19—28 см, A_2 — более светлый и более желтый, чем предыдущий горизонт, влажный, более плотный и менее комковатый, встречается карбонатная щебенка 2—3 см диаметром, переход в следующий горизонт хорошо заметен по окраске.
- 28—60 см, B_1 — красновато-буро-желтый, тяжелосуглинистый влажный, плотный горизонт, корней нет.
- 60—95 см и глубже — B_2 — горизонт сходен по цвету с предыдущим, много известковой щебенки, мелкой дресвы и белой туфовидной присыпки, сырой, плотный, изредка встречаются валуны до 10 см диаметром.

Древесный ярус сформированного здесь фитоценоза имеет сомкнутость, равную 0.7. Преобладающей породой является *Picea obovata* Ledeb., возможно — *P. medioxima* Nyl. (1400 стволов на га). Средний диаметр ели 21 см, средняя высота 19 м, максимальный диаметр 30 см, максимальная высота 21 м. Преобладающий возраст ели около 100—120 лет, представлено несколько поколений ее. Бонитет ели IV.

В этот же ярус включена пихта сибирская в количестве до 100 экземпляров на га, средняя высота ее 20 м (максимальная 21 м), средний диаметр 20 см (максимальный 29 см). Возраст пихты около 80 лет. Характерна незначительная примесь березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. (15 м высоты) и ивы козьей *Salix caprea* L. (17 м высоты).

Возобновление ели хорошее (до 20 тыс. на га), средняя высота подроста 0.5—2.0 м, хотя она находится в угнетенном состоянии. Изредка встречаются молодые пихточки до 0.5 м высотой (до 100 штук на га). На пробной площади размером 2×20 м встречено также 10 сухостойных елей (7 м высоты) и 2 сухих пихты (до 8 м высоты), а на поверхности почвы до 15 поваленных сухих стволов диаметром до 15 см. Это указывает на то, что процессы естественного отпада деревьев идут довольно интенсивно. Заметно также влияние человека в прошлом (на пробной площади 9 пней диаметром до 50 см).

Из представителей скудного подлеска встречаются рябина *Sorbus aucuparia* L. (1.5 м) до 600 штук на га, изредка шиповник *Rosa acicularis* Lindb. и жимолость *Lonicera coerulescens* L. Все они находятся в угнетенном состоянии.

Стволы деревьев покрыты эпифитными лишайниками — *Parmelia physodes* (L.) Ach. и *Peltigera aptota* (L.) Willd. (на иве).

Травяно-кустарничковый покров довольно равномерный и покрывает до 60% поверхности почвы. Можно наметить два подъяруса: 30—40 см высоты — образован черникой, щитовником мужским; 5—10 см — в основном по микроповышениям и состоит из кислицы, линнеи северной, седмичника, щитовника букового.

Видовой состав травяно-кустарничкового яруса следующий: *Oxalis acetosella* L. cop. — 20%; *Vaccinium myrtillus* L., cop. gr. — 20%; *Linnaea borealis* Gronov., sp. gr.; *Maianthemum bifolium* (L.) F. Schmidt, sp.; *Equisetum silvaticum* L., sp.; *Dryopteris linnaeana* Christens, sp.; *Trientalis europaea* L., sol.; *Dryopteris filix mas* (L.) Schott sol.; *Rubus saxatilis* L. sol.; *Luconodum annotinum* L. sol.; *Ranunculus acris* L. sol.

Garcke, sol.; *Dryopteris phegopteris* (L.) Christens, sol.; *Crepis paludosa* (L.) Mchn., sol.; *Geum urbanum* L., sol.; *Paris quadrifolia* L., sol.

Основной фон образуют кислица и черника. В остальном травяной покров довольно типичен для еловых лесов.

Мхи покрывают до 90% поверхности почвы. Преобладает *Pleurozium schreberi* Mitt. (сор.₂ — 40%), также обилён *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. (сор.₁ — 30%). Меньше представлены *Hylocomium proliferum* (L.) Lindb. (sp. — 15%) и *Rhytidiadelphus triquetrus* (L.) Warnst. (sp.). Наиболее глубокие микропоявления заняты пятнами сфагновых мхов; диаметр пятен — до 1.0—1.5 м. Здесь преобладает *Sphagnum girgensohnii* Russ. и единично встречается *Sph. squarrosum* Crome.

Таким образом, пихта сибирская произрастает в фитоценозах ельника чернично-кисличного на влажной почве, богатой карбонатами. Наличие залегающих близко к поверхности моренных карбонатных суглинков и достаточное увлажнение позволяют ей произрастать в ряде мест этого района. На сниженных моренных всхолмлениях в окрестностях развезда Кадниковского преобладают еловые леса зеленомошной группы. Для травяного яруса многих ельников этого района характерна примесь неморальных элементов (сныти, медуницы, копытня, ясенника и др.), что также связано с карбонатностью подстилающих пород. Слабо развитый рельеф и богатство почвы карбонатами тормозят подзолообразовательный процесс, который часто сменяется процессом заболачивания при близких жестких грунтовых водах.

К западу от Кадниковского наблюдается уменьшение карбонатности подстилающих пород, и в окрестностях озер Азлецкого и Кумзеро можно выделить особый геоботанический район. Его можно назвать болотно-сосновым, так как там получают широкое распространение сосновые леса, переходные и верховые болота, развитые на флювиогляциальных песчаных отложениях, тянущихся далее до озер Воже и Лаца. Эти озера занимают обширную котловину, которая, согласно И. Н. Гладину (1939), представляла ложбину стока ледниковых вод и образовалась в то время, когда край ледника был на водоразделе между Онежским озером и р. Онегой и вдоль его края отлагались обширные песчаные наносы.

В связи с этим можно с уверенностью предполагать, что эта заболоченная впадина является серьезным препятствием на пути продвижения пихты сибирской на запад. Только лишь на северо-запад от исследованного нами района может еще успешно распространяться пихта сибирская, так как около г. Каргополя на р. Онеге опять наблюдаются выходы карбонатных пород. Однако далее к западу отсюда снова идут широкие заболоченные низины, где карбонатные породы (пермские и пр.) перекрыты мощным плащом ледниковых отложений. Интересно отметить также и то, что по озерам Воже и Белое и несколько западнее проходит важнейшая геологическая граница (Архангельский, 1947). Западнее этой границы располагаются районы докембрийской складчатости, где докембрийские породы выходят на поверхность или перекрыты очень тонким плащом осадочных пород.

Таким образом, климатические условия не являются препятствием для распространения пихты на запад; в культурах пихта сибирская известна значительно дальше на запад и юго-запад по сравнению с ее естественным ареалом, а поэтому положение западной границы пихты сибирской может быть объяснено указанными выше геолого-геоморфологическими особенностями местности, лежащей западнее ее современного ареала. Повышенная требовательность пихты к почвенно-грунтовым условиям и слабая интенсивность ее расселения, связанная с особенностями семяношения, не позволили и не позволяют ей перешагнуть этот естественный барьер.

Л и т е р а т у р а

Архангельский А. Д. (1947). Геологическое строение СССР и его отношение к строению остальной поверхности земли. — Васильев Я. Я. (1935). Взаимоотношение между пихтой и елью в европейской части СССР. Сов. бот., 2. — Васильев Я. Я. (1949). Род *Abies*. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 1. — Гладин И. Н. (1939). Геоморфология СССР, 1. — Гуман В. В. (1917). К биологии пихты сибирской. Изв. Петрогр. лесн. инст., 31. — Кенпен Ф. (1885). Географическое распространение хвойных деревьев европейской России и на Кавказе. Зап. Акад. наук, 50, 2. — Корчагин А. А. (1940). К вопросу о взаимоотношениях между елью и пихтой. Тр. Лен. общ. естествоисп., 48, 3. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — Сукачев В. Н. (1934). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Сукачев В. Н. (1938). История растительности СССР во время плейстоцена. Растительность СССР, 1.

Т. А. Метелькова

ТРЕХСЕМЯДОЛЬНАЯ ФАСОЛЬ (*PHASEOLUS VULGARIS* L.)

С 2 рисунками

Единичные трехсемядольные проростки в массовых посевах некоторых двудольных культурных растений, а также у декоративных и дикорастущих растений были отмечены Р. Г. Комптоном (Compton, 1913), А. Г. Литовченко (1933), И. В. Мичуриным (1940), Г. И. Родионенко (1955), В. А. Каруна (1959) и др.

Появление трехсемядольных растений среди двудольных, помимо теоретического интереса, может иметь и известное практическое значение при закреплении этого признака у потомства, поскольку наблюдалась коррелятивная связь трехсемядольности с увеличением массы растения.

Трехсемядольная сахарная свекла, выросшая в Таловском районе Воронежской области, ко времени уборки урожая имела по сравнению с двусемядольными растениями значительно больший вес и почти удвоенное количество боковых корней, расположенных двумя ортостихами. Обычно двусемядольная свекла имеет по два ортостиха боковых корней, залагающихся вдоль главного корня в одной плоскости с семядолями. По наблюдениям же А. Г. Литовченко (1939) на полях окрестностей Харькова у трехсемядольной свеклы боковые корни развивались тремя ортостихами, что способствовало образованию большей массы растения.

И. В. Мичурин (1940) отмечает, что трехсемядольный проросток яблони 'Трехдольный бельфлер' имел особенно длинные листья и толстый короткий побег; он считает, что «трехсемядольные всходы являются лучшими признаками культурности» и советует оставлять такие экземпляры для дальнейшего разведения.

Г. Е. Холторп (Holtorp, 1944) сделал попытку путем отбора закрепить трехсемядольность, обнаруженную им у ряда многолетних растений, в том числе у различных сортов капусты. Ему удалось получить довольно многочисленное потомство в третьем поколении трехсемядольных растений капусты (несколько сотен трехсемядольных и 80 четырехсемядольных проростков).

Г. И. Родионенко (1955) при изучении декоративных растений отметил связь многодольности проростков со строением взрослого растения и показал, что трехсемядольность может быть усилена и закреплена путем отбора в потомстве. Мутовчатое расположение семядолей отразилось у львиного зева в изменении очередного листорасположения на мутовчатое и обусловило мутовчатое расположение цветков. Количество трехсемядольных проростков у этого растения в отдельных случаях равно 28%.

У *Phaseolus* sp. Гейн (Gain, 1900, — цит. по: Compton, 1913) отметил наличие высокого про-

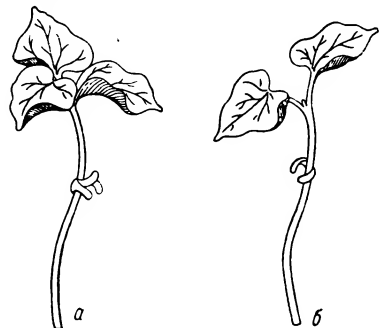


Рис. 1. Проростки *Phaseolus vulgaris* L.

а — трехсемядольный; б — двусемядольный.

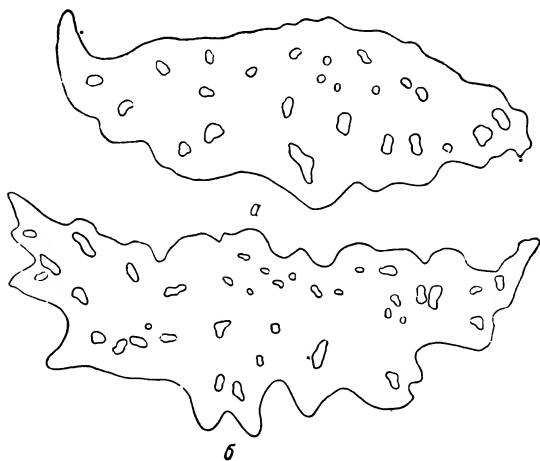


Рис. 2. Поперечные срезы семядолей *Phaseolus vulgaris* L.

а — двусемядольной; б — трехсемядольной.

цента трехсемядольных проростков среди двудольных; те и другие были изучены им анатомически.

Появление трехсемядольности при небольшом количестве посеянных семян — случай более редкий. Трехсемядольный проросток фасоли нам удалось наблюдать в лабораторных условиях при посеве 15 семян *Phaseolus vulgaris* L. сорта 'Щедрая' (рис. 1, а), остальные проростки имели по две семядоли (рис. 1, б).

Семядоли трехсемядольного проростка фасоли были почти симметричными, сходными по анатомическому строению, удлинненной форме и размерам; они располагались в мутовке, но одна семядоля прилеплялась на 1 мм выше двух других.

Увеличение числа семязлоей у двудольных растений чаще всего рассматривается как результат расщепления одного из двух бугорков семязлоей, залагающихся на недифференцированном еще предзародыше, или как новообразование, возникшее там же.

Трехсемязлобность у фасоли, по всей вероятности, можно считать новообразованием, возникшим при заложении бугорков семязлоей в предзародыше, о чем говорит анатомическое исследование семязлоей. В семязлоях двусемязлобной фасоли на поперечных срезах было обнаружено в среднем по 37 и 38 проводящих пучков (т. е. почти поровну у обеих семязлоей), что в сумме составляет 75 пучков (рис. 2, а). На поперечных срезах трех семязлоей трехсемязлобного растения количество проводящих пучков оказалось равным соответственно 23, 26 и 24, т. е. они распределились также почти поровну (рис. 2, б), а сумма их равнялась 73. Поскольку число пучков в трех семязлоях почти одинаково, а их сумма равна числу пучков в двух семязлоях двусемязлобного проростка, то очевидно, что при заложении проводящих пучков в проростке они поровну распределились между семязлоями. Таким образом, все три семязлои симметричны и ни одна из них не является результатом расщепления первоначального бугорка; в противном случае число проводящих пучков в семязлоях не было бы одинаковым и симметрия была бы нарушена.

Интересно отметить, что тенденция к увеличению количества листовых органов в узле проявилась не только в предзародыше, но и в конусе нарастания проростка: первичных простых листьев у трехсемязлобного растения оказалось не два, как у двусемязлобных растений, а три, причем, как и семязлои, они были мутловато расположены (рис. 1, а). Следующие за ними сложные листья были очередными.

Размерами своих органов трехсемязлобное растение ни в фазе проростка, ни в последующих фазах не отличалось от двусемязлобной фасоли. Исследование чисел хромозом в корешках тех и других растений не обнаружило различий ($2n = 24$).

В дальнейшем растения были пересажены на грядку, где они цвели. Из пяти цветков трехсемязлобного растения в двух завязались плоды, — один с двумя, другой с тремя семенами. Ни средним весом (472.6 ± 19 мг), ни средними размерами (средняя длина семян 14.9 мм, средняя ширина 7.5 мм, средняя толщина 5.9 мм) зрелые воздушно-сухие семена трехсемязлобной фасоли не отличались значительно от семян двусемязлобной фасоли (средний вес последних составил 446.9 ± 31 мг, средняя длина 14.2 мм, средняя ширина 8 мм, средняя толщина 6.1 мм).

Чтобы проверить, закрепится ли в следующем поколении появившаяся у проростка фасоли трехсемязлобность и трехлистная мутовка первичных листьев, полученные от этого растения семена были высеяны, однако все пять проростков оказались с парными семязлоями и парными первичными листьями. Это позволяет отнести появление упомянутых признаков у описанной выше трехсемязлобной фасоли к флуктуациям или модификациям, но в то же время требует дальнейших наблюдений за развитием следующих поколений.

Л и т е р а т у р а

Каруна В. А. (1959). Трехсемязлобное растение *Beta vulgaris* L. Бот. журн., 9. — Литовченко А. Г. (1939). О трехдольной свекле. Зап. Харьковск. с.-х. инст., 2, 1—2. — Мичурин И. В. (1940). Соч., 1, 3. — Родионенко Г. И. (1955). О связи многодольности проростков со строением взрослого растения. Тр. БИН АН СССР, сер. 6, 4. — Compton R. H. (1913). An Anatomical Study of Syncotily and Schizocotily. Ann. Bot., XXVII, CV. — Holtorp. (1944). Tricotyledony, Nature, 153, 3870.

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 25 VII 1961).

А. Е. Маценко

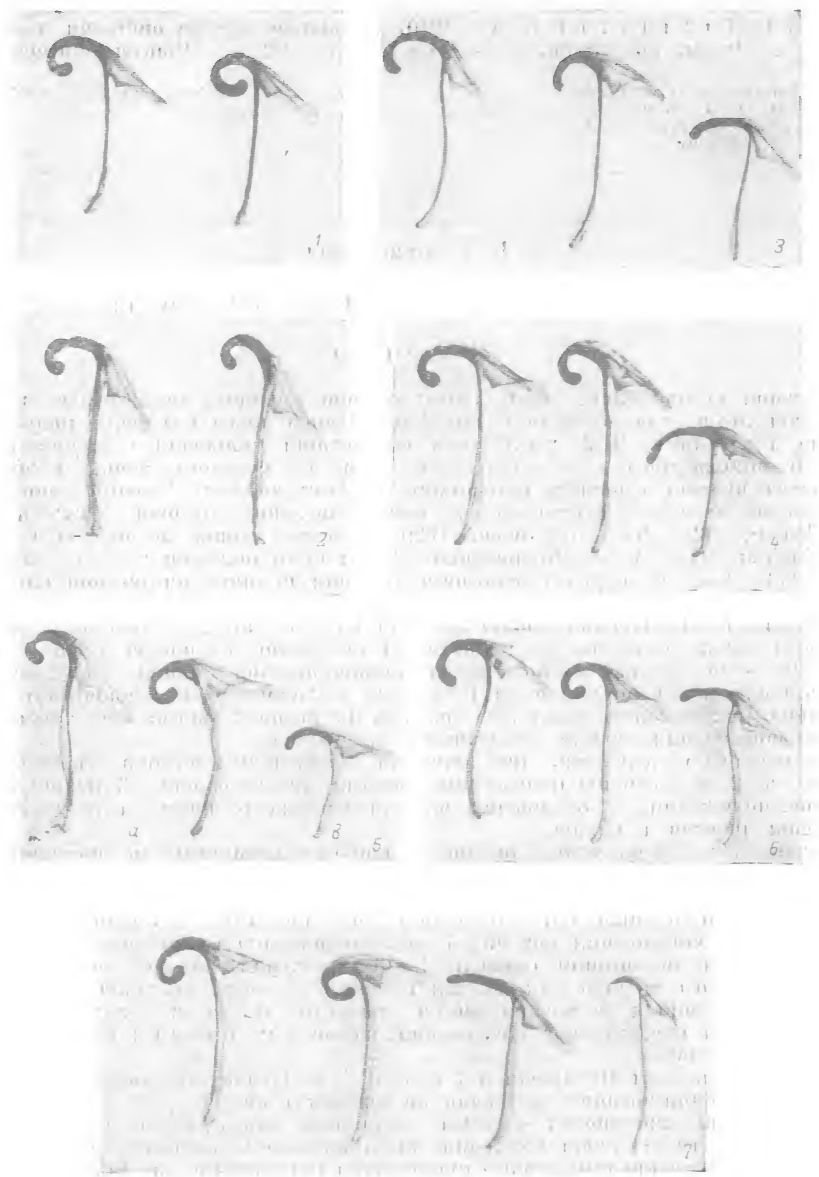
СЛУЧАЙ АНОМАЛИИ В СТРОЕНИИ ЦВЕТКА *ACONITUM LASIOSTOMUM* RCHB.

С 1 таблицей фотографий

При просмотре материала по роду *Aconitum*, среди экземпляров *A. lasiostomum* Reichenb. обратило на себя внимание растение с ненормальными цветками — с увеличенным числом лепестков-нектарников.

Из литературы известно мало примеров аномалии в строении цветков *Aconitum*. Так, у Пенцига (Penzig, 1921) приводится несколько случаев аномальных, главным образом пелорических цветков: $K_5C_6A_{\infty}C_0$ для *A. anthora* L., $K_6C_6A_{21}C_0$ для *A. barbatum* Juss., K_4C_2 и K_2C_1 для *A. napellus* L., и только один случай цветка с увеличенным чис-

лом лепестков-нектарников $K_2C_3A_{18}C_2$ для *A. orientale* Mill. В. М. Козо-Полянский (1910) сообщает о цветках *A. anthora* L., с формулой K_3C_4 и K_3C_6 , с увеличенным числом лепестков-нектарников, причем у этих цветков они непохожи на обычные для этого вида, а напоминают нектарники *Trollius*.



Лепестки-нектарники из 7 цветков одного соцветия *Aconitum lasiostomum* Rchb. (Сильно увеличено).

1, 2 — нормальные цветки; 3—7 — аномальные цветки.

Для *A. lasiostomum* случай аномального строения цветка приводится впервые. Наше растение было собрано в Крымском заповеднике на Бабуган-яйле в 1955 г. Только верхние цветки в соцветии у него имеют совершенно нормальное для этого вида строение — $K_3C_2A_{\infty}G_3$ (см. таблицу, 1, 2). У средних и нижних цветков число лепестков-нектарников увеличено — их три-четыре, и формула цветка — $K_3C_3A_{\infty}G_3$ и $K_3C_4A_{\infty}G_3$. Два нектарника у этих цветков, как видно из рисунков, имеют обычное для этого вида строение — шпорцы спирально загнуты, а третий и четвертый нектар-

ники по размеру несколько меньше нормальных и имеют почти прямые шпорцы (см. таблицу, 3—7).

Был проведен анализ всех цветков соцветия. Приводим фотографии 7 лепестково-нектарников.

Л и т е р а т у р а

К о з о - П о л я н с к и й Б. М. (1910). Несколько случаев аномалии в строении цветков, I. Русск. бот. журн., 1. — P e n z i g O. (1921). Pflanzen-teratologie, II.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 3 IV 1961).

В. И. Андрукович

НЕКОТОРЫЕ АНОМАЛИИ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЭСПАРЦЕТА

С 7 рисунками

Сведения об аномалиях генеративных органов эспарцета представлены в тератологической литературе довольно бедно. Единственное более или менее подробное сообщение Мута (Müth, 1913), касающееся образования уклонений у эспарцета посевного или виколистного — *Onobrychis sativa* Lam. (*O. viciaefolia* Scop.), является до настоящего времени основным источником по этому вопросу. Главные данные Мута использованы в сводках и руководствах немногочисленных авторов (Fruwirth, 1910—1924; Penzig, 1921; Becker-Dillingen, 1929). В отечественной литературе в работах Я. Л. Яценко (1951), М. Н. Полишвайко (1955) и более подробно у И. А. Мартынова (1951, 1952, 1954) мы находим некоторые указания на аномалии органов плодоношения, главным образом эспарцета закавказского — *O. transcaucasica* Grossh., *O. altissima* Grossh., и его гибридов, однако сведения перечисленных авторов носят довольно случайный характер, не систематизированы и не увязаны с данными Мута.

В 1951—1961 гг. на Грузинской селекционно-опытной станции (Натахтари) нам удалось наблюдать ненормальности и уродства различных видов эспарцета и собрать коллекцию, включающую более 300 образцов, из которых многие представляют уникальные образования, еще не отмеченные в литературе.

Мы различаем следующие типы аномалий генеративных органов эспарцета: 1) их ветвистость, 2) вегетативное прорастание соцветий (пролиферация), 3) ненормальности в цветорасположении, 4) отклонения окраски венчика от нормы и 5) уродливости в строении цветков и плодов.

Ветвистость генеративных органов — наиболее обширный тип аномалий эспарцета, подробнее других типов изученный и описанный. Обычно в литературе ветвистость плодоносящих органов эспарцета называется «ветвлением кистей» (die Verzweigung der Blütentraube) или «ветвлением соцветий» (die Verzweigung der Infloreszenz); подобные образования описаны Мутот, Полишвайко и Мартыновым. Последний на рис. 10 своей диссертации приводит 3 типа ветвления «кистей», но внимательное рассмотрение этого рисунка (так же, как и соответствующих рисунков Мута) показывает, что собственно к ветвлению кистей (соцветий) относится только первый тип. Два других типа представляют образования, которые мы относим к ветвлению кистеножек (цветоносов).

В типе ветвистости мы выделяем 3 класса: 1) ветвление кистеножек, 2) ветвление кистей и 3) комбинированное ветвление кистеножек и кистей.

1. Ветвление кистеножек — самый обширный класс ветвистости эспарцета. К нему мы относим те случаи ветвления, когда боковые веточки, отходящие от кистеножки, имеют яственно выраженные прилистники или даже листья. Дальнейшую классификацию этого класса мы строим на числе веточек (создающих ветвление) и различаем группы с 2—11 веточками; большего числа их ни мы, ни другие авторы не находили (рис. 1, а). Подобная форма ветвистости соответствует II типу «ветвления кистей» И. А. Мартынова.

2. Ветвление кистей. В этот класс мы относим разветвление оси самого соцветия, не сопровождающееся образованием прилистников и листьев; если же прилистники и листья образуются на оси соцветия или боковых веточках, то это будут уже случаи пролиферации, рассматриваемые отдельно. Данный класс представляет большое разнообразие по числу боковых веточек, характеру и месту ветвления на оси соцветия. Прежде всего мы выделяем 2 подкласса ветвления кистей: простое и множественное.

При простом ветвлении ось соцветия делится на 2 веточки, затем каждая из них может в свою очередь делиться на 2, в результате чего получаются двойные, тройные и четвертные кисти (рис. 1, б). Большей кратности деления мы не встречали.

Множественное ветвление кистей — большой подкласс, в который входят сложные кисти, состоящие из 3—14 (а по Муту, до 20) простых кистей. В зависимости от длины главной оси сложной кисти мы выделяем следующие группы ветвления: основную — когда главная ось сильно укорочена, срединную — если главная ось состав-

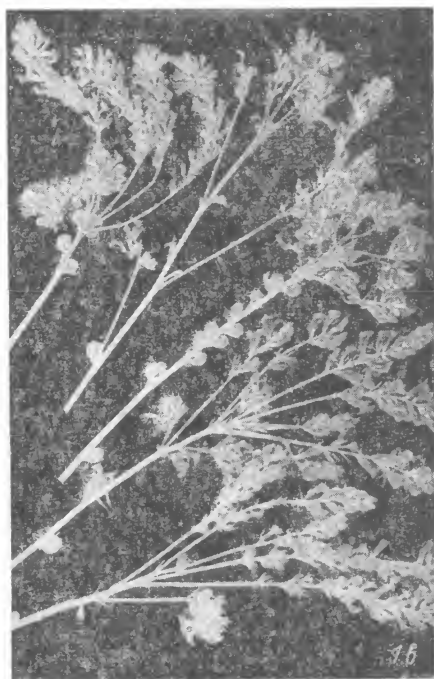
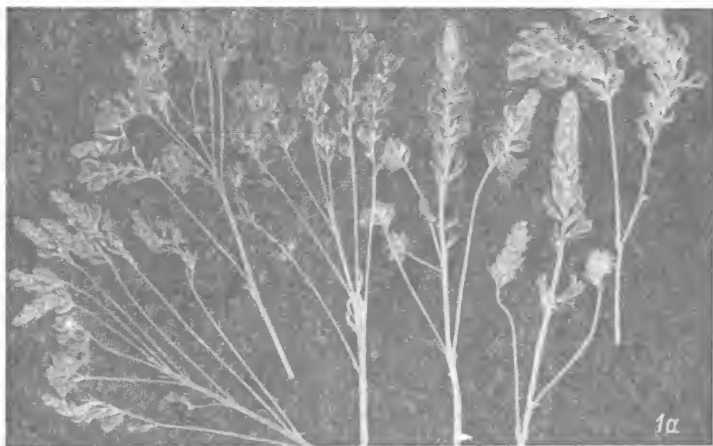


Рис. 1. Ветвистость генеративных органов эспарцета.

а — ветвление кистеноек; б — простое ветвление кистей; в — множественное ветвление кистей.

ляет примерно $\frac{1}{2}$ длины сложной кисти, верхушечную или радиальную — когда главная ось доходит почти до верхушки сложной кисти, где и ветвится радиально в виде зонтика (эта группа соответствует I типу ветвления кистей Мартынова), кистевидную — если главная ось выражена вплоть до верхушечного соцветия, ветвление же начинается непосредственно от основания сложной кисти. По характеру ветвления может быть: мутовчатым — когда простые кисти отходят от одного узла ветвления, очередным — когда простые кисти отходят от узлов, лежащих друг над другом, и

смешанным — если в одной кисти наблюдаются одновременно оба вида ветвления (рис. 1, е).

3. Комбинированное ветвление кистеножек и кистей встречается сравнительно редко. Ветвление кистеножек обычно очередное, ветвление кистей может быть кистевидным, мутовчатым и радиальным.

Рассмотрим теперь причины появления ветвистости и ее природу. Мут не высказывался по этому вопросу. По Я. Л. Яценко, появление сложных ветвистых кистей эспарцета связано часто с его гибридной природой. М. Н. Полишвайко сообщает, что массовое появление ветвистых кистей наблюдалось на первом году жизни. осо-



Рис. 2. Цветение и плодоношение ветвистых соцветий эспарцета.

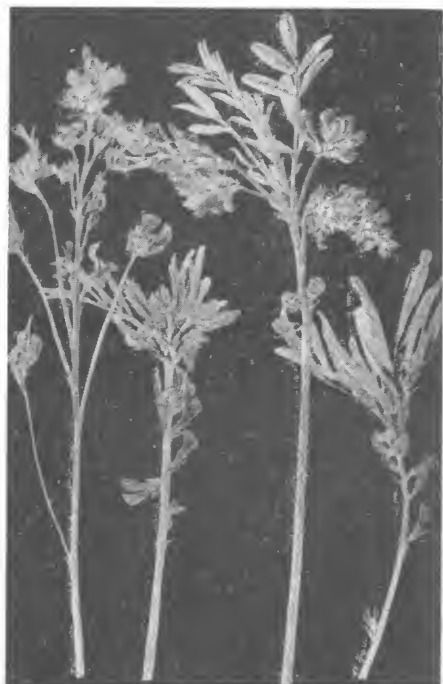


Рис. 3. Вегетативное прорастание (пролиферация) простых и сложных кистей эспарцета.

бенно среди сортов эспарцета закавказского и частично у гибридных сортов. И. А. Мартынов указывает, что склонность к ветвлению кистей является биологической особенностью закавказского эспарцета и проявляется особенно сильно на первом году жизни.

Наши многолетние наблюдения показали, что, действительно, ветвистость часто появляется у форм эспарцета, имеющих гибридное происхождение, а также и у сортов эспарцета закавказского. Однако, если Полишвайко и Мартынов находили ветвистость только у этих форм, то Мут обнаружил ее у эспарцета виколистного, а мы не только у эспарцетов закавказского, виколистного и гибридов, но и у эспарцета песчаного — *O. arenaria* (Kit.) DC. Таким образом, правильнее было бы считать склонность к ветвлению генеративных органов биологической особенностью вообще культурных видов эспарцета и их межвидовых гибридов.

Нельзя принимать безоговорочно и второе положение Полишвайко и Мартынова о возникновении массовой ветвистости генеративных органов эспарцета преимущественно на первом году жизни растений. Хотя Мут и не указывает, на каком году жизни эспарцетового поля он находил массовую ветвистость, но из приводимых им дат наблюдений (во время цветения, в конце мая — начале июня) следует, что находки его имели место не в первый, а в последующие годы жизни. Мы находили много раз ветвистость у эспарцета не только на первом, но и на 2—3—4-м и 5-м годах жизни растений. Вместе с этим необходимо отметить, что исключительно богатое проявление ветвистости у всех видов и сортов эспарцета мы, действительно, наблюдали однажды (в 1960 г.) на растениях первого года жизни. Отсюда следует, что возникновение ветвистости плодоносящих органов эспарцета возможно в любом его возрасте, но массовое появление его на первом году жизни встречается чаще, чем в старших возрастах.

По Мартынову, ветвистость возникает под влиянием специфических условий произрастания. По нашим наблюдениям, появление ветвистости связано с выпадением обильных осадков во время стеблевания и начала бутонизации эспарцета, что в наших условиях происходит в посевах первого года в мае, а в посевах старших возрастов в апреле. В 1959 г., при избыточно увлажненных марте и апреле и засушливом мае, много случаев ветвистости было на деланках растений старших возрастов, но не в посевах первого года; в 1960 г., при засушливом апреле и дождливом мае, в посевах старших возрастов наблюдалась лишь единичная ветвистость, а на деланках первого года — массовая; в 1961 г., отличавшемся засушливым апрелем и маем, на деланках старших возрастов наблюдалась единичная ветвистость, а у растений первого года жизни она совершенно отсутствовала. Таким образом, появлению ветвистости способствуют благоприятные условия увлажнения в начальных фазах роста эспарцета. Интересно, что при этикетировании кустов с ветвистостью генеративных органов мы в последующие годы на этих кустах, как правило, не находили ее; исключение составил только один куст, который из 4 лет наблюдений 3 года сохранял ветвистость.

Ветвистые кистеножки и кисти дают нормальные семена. По Мартынову, урожайность семян с ветвистого растения в 2 и более раза выше урожая с нормального неветвистого растения, т. е. для семенной продуктивности ветвистость имеет положительное хозяйственное значение. Мы не разделяем подобную оценку, так как, по нашим наблюдениям, цветение и плодоношение у ветвистых генеративных органов обычно менее обильное, чем у нормальных растений (рис. 2).

Как пишет Мартынов, проверка по потомству показала, что ветвистость кистей эспарцета не всегда наследственна. Согласно нашим данным, в потомстве растений, выращенных из семян, взятых только с ветвистых кистеножок и кистей, ветвистость появлялась не чаще, чем в потомстве нормальных растений. Отсюда, по нашему мнению, следует, что ветвистость генеративных органов эспарцета является ненаследственным отклонением от нормы.

Вегетативное прорастание соцветий (пролиферация). Это явление отмечено Мутом, Пенцигом и Полишвайко. Мы неоднократно находили его у эспарцетов виколистного и закавказского.

Следует различать 2 класса пролиферации эспарцета: 1. прорастание простых кистей — когда на верхушке оси соцветия образуется пучок листьев и 2. прорастание сложных кистей, у которых образование листьев может происходить как на главной оси, так и на боковых веточках (рис. 3). Достоин упоминания, что почти всегда пролиферация развивалась на первом году жизни растений и лишь в единичных случаях у растений старших возрастов. Листья, образующиеся при прорастании, в большинстве случаев имеют неправильное листорасположение и часто уродливую форму листочков.

Ненормальности в цветорасположении — здесь отметим: а) ненормально редкое расположение цветков на оси соцветия; б) наличие в одной кисти, наряду с нормальными, необычно мелких для эспарцета цветков (рис. 4, а, б); в) наличие в кистях резупинатных, т. е. перевернутых, обращенных флагом вниз, цветков (рис. 4, а, б).

Отклонение окраски венчика от нормы. К аномальной окраске венчика эспарцета мы относим несвойственную культурным видам эспарцета окраску: белую — с полным отсутствием в лепестках розового пигмента, с молочно-белыми флагом и лодочкой и бледную — со слабыми бледно-фиолетовыми жилками на белом или кремовом флаге, при такой же лодочке.

Бел о ц в е т н а я ф о р м а. Фрувирт (Fruwirth), в своем руководстве по селекции сельскохозяйственных растений в издании 1910 г. писал, что ему ничего не известно о белоцветной форме эспарцета виколистного но в издании той же книги 1924 г. он указал, что подобная форма им была найдена один раз. Нами также однажды была найдена белоцветная форма эспарцета закавказского (рис. 5). Куст был

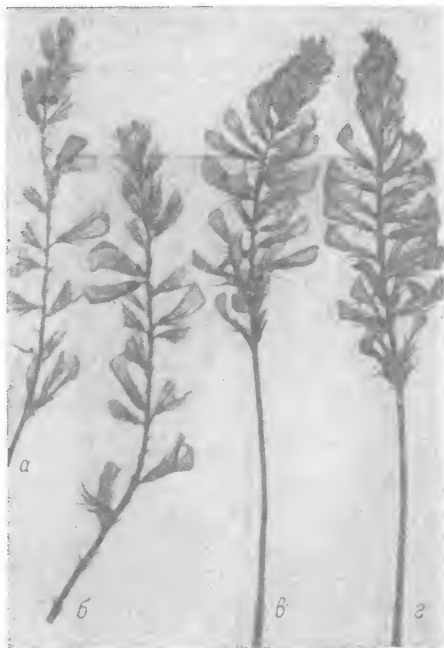


Рис. 4. Некоторые уродливости цветков эспарцета.

а и б — мелкие и резупинатные цветки; в и г — цветки без флага.

обнаружен летом 1959 г., появился он внезапно, существовал одно лето и исчез в 1960 г. При посеве семян в горшках и в поле, в двух поколениях белый цвет венчика в потомстве не повторился. Отсюда следует, что найденная нами форма оказалась случайным альбиносом, т. е. ненаследственным образованием.

Бледноцветная форма эспарцета закавказского была найдена нами 3 раза: в 1951, 1958 и 1960 гг. Потомство впервые найденного куста изучалось 11 лет в шести поколениях и оказалось весьма интересным в морфологическом, биологическом и генетическом отношениях. По морфологическим признакам вегетативных органов растения бледноцветной формы не отличаются от типичных форм эспарцета закавказского (рис. 6), но резко разнятся от него бледным цветом венчика и мелкими бобами по виду, величине, зубчатости и весу, весьма сходными с бобами эспарцета песчаного. Бледноцветная форма оказалась ярковыраженным гибридом и расщепляется в потомстве на варианты с бледными, бледно-розовыми, розовыми и ярко-розовыми цветками.

Это — позднеспелая форма с озимым циклом развития, но выщепляет в потомстве варианты ранне- и позднеспелые, с озимым и яровым циклом развития. При этом бледный цвет венчика, позднеспелость и озимый цикл развития оказались доминантными, а ярко окрашенный венчик, раннеспелость и яровой цикл развития — рецессивными признаками. Затем выяснилось, что варианты, на которые расщепляется бледноцветная форма, неравноценны в генетическом отношении: особи с бледно-розовыми и розовыми венчиками представляют собой типичные растения эспарцета закавказского, не расщепляющиеся в дальнейших поколениях; особи с бледными и ярко-розовыми венчиками, наоборот, оказались способными не только к расщеплению на варианты с различно окрашенными венчиками, но и склонными к образованию различных уродств и новообразований.

Все что изложено о бледноцветной форме приводит нас к двум основным выводам.

1. Данная форма является межвидовым гибридом эспарцета; материнским видом его следует считать эспарцет закавказский. Учитывая сравнительную позднеспелость гибрида, озимый цикл его развития, характер и величину бобов, отцовским видом его мы считаем предположительно эспарцет песчаный, который годами высевался в коллекционном питомнике на делянках, смежных с делянками эспарцета закавказского.

2. Бледный цвет венчика, несвойственный культурным и местным дикорастущим видам эспарцета, является наследственным новообразованием, происшедшим в результате межвидовой гибридизации.

Уроdlivosti в строении цветков и плодов. Различные аномалии в строении цветков эспарцета описаны Мутон, Пенцигом, Фрувиртом и Мартыновым. Из отмеченных уродливостей укажем на следующие: умножение завязей (по Муту и Фрувирту — до трех, а по Мартынову — до 8), образование 2 свободных тычинок и 2 флагов (Мут), умножение тычинок до 15—18, флаг, рассеченный на 2—3 части, лодочка, состоящая из 2 несросшихся лепестков (или образовавших 2 лодочки меньшего размера), пестик с разветвленным столбиком с 2 рыльцами, завязь, как бы разделенная неполностью на 2 части с самостоятельными столбиками и рыльцами (Мартынов).

Мы наблюдали: наличие 2 свободных тычинок, наличие в одном цветке 2 и 3 флагов, уродливые флаги разнообразной формы (рис. 7, *в*, *и*—*ж*), двойную лодочку (*е*, *ж*), необычайно длинную свободную тычинку (*б*, *ж*), прямую колонку, как у цветков люцерны (*д*, *а*), сростно- или свободиолепестную лодочку, состоящую из 3—5 лепестков, зачаточный флаг (*в*) или цветки совсем без флага (*е*, *е*), резупинатные цветки (см. выше) и цветки только с перевернутой лодочкой (*а*), асимметрические крылья, причем одно или оба крыла были необычной для эспарцета величины, длинную свободную тычинку, выходящую из маленькой добавочной лодочки (*е*, *ж*), наконец цветки, на колонках которых образовались мелкие придаточные лепестки.

По Мартынову, завязывание бобов у аномальных цветков не превышает 10%. Бобы с подобных цветков были уродливой 2—3-гранной формы (см. также у Мута); при посеве они или не давали всходов, или всходы погибали в первых фазах развития. Мы находили сросшиеся двойные бобы и бобы неправильной, асимметрической формы. Все описанные уродливости цветков эспарцета следует считать ненаследственными патологическими образованиями, имеющими безусловно отрицательное хозяйственное значение.



Рис. 5. Белоцветная форма эспарцета закавказского.

Однако мы встретились с тератологическими образованиями цветка эспарцета, которые систематически повторялись в последующих поколениях — потомках исходных нормальных растений, т. е. оказались наследственными. Мы уже упоминали о мелких цветках, которые находили неоднократно в потомстве бледных и ярко-розовых вариантов бледноцветной формы разных поколений. Обычно мелкие цветки перемежаются в кистях с нормальными цветками. Из рис. 4 (а и б) видно, что они в 2 и более раза короче нормальных. При исследовании их была обнаружена уродливость колонки: нормально развитая колонка эспарцета равна по длине лодочке и имеет форму буквы «Г», причем верхний загнутый конец ее прилегает к нижнему краю лодочки (рис. 7, а, б, в). У мелких цветков колонка оказалась прямой, укороченной до $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$ нормальной длины (7, д). Подобные цветки не завязывают семян, т. е. являются стерильными.

Еще более интересными оказались цветки с полным отсутствием флага (рис. 7, з, е). Мы нашли 3 куста с такими цветками: в 1954, 1956 и 1959 гг., на 3-м году жизни первого, второго и четвертого поколений бледноцветной формы; кусты, найденные в 1954 и 1956 гг., появились у вариантов с бледным венчиком (рис. 4, в), а найденные в 1959 г. — у варианта с ярко-розовым венчиком (рис. 4, г). Все кисти кустов (их было от 20 до 43) несли цветки без флага или с уродливым флагом (рис. 7, в) и только у куста находки 1959 г., на 2-м году жизни, появились кисти, которые наряду с уродливыми имели и нормальные цветки. Цветки без флага и с уродливым флагом не завязывали семян, т. е. оказались стерильными. При микроскопическом исследовании этих цветков мы установили, что



Рис. 6. Бледноцветная форма эспарцета закавказского.

тычиночная трубка, рыльце пестика, пыльники и пыльца имели нормальную величину, форму и структуру, но в то время как рыльце нормальных цветков было обычно обильно покрыто пылью, у уродливых цветков оно оставалось чистым от пыли. Так как мы наблюдали посещение этих цветков пчелами, то полагаем, что причину бесплодия их следует искать или в ненормальной деятельности пчел на них, или в функциональной невосприимчивости их рыльца к пыльце.

В том, что мы сообщили о цветках без флага, обращают на себя внимание два обстоятельства. Во-первых, подобные цветки во всех трех поколениях бледноцветной формы возникли только на 3-м году жизни растений; несмотря на тщательные поиски мы не находили их в предыдущие годы. Во-вторых, описанное уродство было обнаружено только в потомстве бледных и ярко-розовых вариантов бледноцветной формы и не было найдено ни на каком другом виде, сорте и разновидности эспарцета. Эти факты не могут быть случайностью и их следует объяснить, по-видимому, тем, что склонность к образованию уродливых цветков без флага является биологической особенностью гибридной бледноцветной формы эспарцета закавказского и проявляется эта склонность, как правило, не раньше 3-го года жизни растений.

Наши наблюдения и литературные данные позволяют сделать следующие выводы. Уродливости, новообразования и различные аномалии генеративных органов эспарцета могут встречаться у всех культурных видов, но часто, а иногда и исключительно,

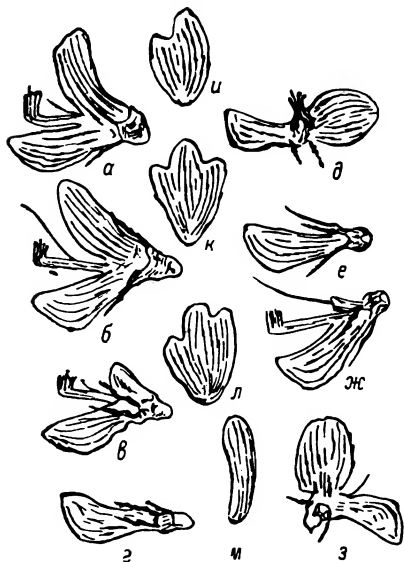


Рис. 7. Некоторые уродливости цветков эспарцета.
Объяснение в тексте.

Уродливости, новообразования и различные аномалии генеративных органов эспарцета могут встречаться у всех культурных видов, но часто, а иногда и исключительно,

они связаны с гибридной природой растения, как например появление аномальной окраски венчика, уродливых мелких цветков и цветков без флага. Различные уклонения могут возникнуть в любом возрасте растений эспарцета, но некоторые образования обнаруживают тенденцию проявляться преимущественно в молодом возрасте, на первом году жизни (например, пролиферация), а другие — в старших возрастах (например, цветки без флага — на 3-м году жизни). Одни образования оказываются ненаследственными, нормально фертильными, хозяйственно безразличными или даже полезными (например, ветвистость кистеножек и кистей), другие, — носящие патологический характер, — являются стерильными, а потому хозяйственно-вредными (например, уродливости в строении цветков). Третьи образования, будучи стерильными, повторяются в потомстве исходных нормальных форм, например мелкие цветки и цветки без флага. Наконец, некоторые уклоняющиеся формы оказываются фертильными и наследственными (например, бледный цвет венчика).

Л и т е р а т у р а

М а р т ы н о в И. А. (1951). Биология цветения и плодоношения эспарцета как обоснование приемов и сроков уборки его на семена и борьбы с потерями. Диссерт., Харьков. — М а р т ы н о в И. А. (1952). До питания про насінню продуктивність еспарцету. Тр. Инст. генет. і селекц. АН УРСР, 2. — М а р т ы н о в И. А. (1954). Результаты испытания четырех форм эспарцета для семенного и сенокосного использования. Сб. тр. Харьковск. зоотехн. инст., VII. — П о л и ш в а й к о М. Н. (1955). Сравнительное изучение биологических особенностей возделываемых видов эспарцета в условиях правобережной лесостепи Украины. Диссерт., Белоцерковск. с.-х. инст. — Я ц е н к о Я. Л. (1951). Биологические и морфологические особенности эспарцета. В сб.: Эспарцет. — Becker-Dillingen I. (1929). Handbuch des Gesamten Pflanzenbaues, III. — Fruwirth C. (1910—1924). Handbuch der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung, III. — M ü t h Fr. (1913). Bildungsabweichungen an der Esparsette (*Onobrychis sativa* Lam.). Jahresbericht der Verein für angew. Bot. Erster Teil. — P e n z i g O. (1921). Pflanzen-Teratologie, II.

Грузинская
селекционно-опытная станция,
п/о Натахтари.

(Получено 8 VI 1962).

З. А. Новрузова

СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ АСТРАГАЛОВ В СВЯЗИ С ИХ ЭКОЛОГИЕЙ

Древесина кустарниковых астрагалов не имеет практического значения для делок, выделяемая же ею особая камедь (гумми-трагант) отличается рядом ценных технических свойств. Астрагалы все более привлекают внимание исследователей, однако отчетливого представления о строении их древесины не имеется.

Изучение камеденосности астрагалов началось более ста лет тому назад (Mohl, 1857). В последнее время у нас в Советском Союзе З. А. Аствацатрян и Г. А. Ярошенко (1941) изучали биологию трагантиковых астрагалов Армении, З. А. Аствацатрян и Б. М. Тер-Абрамян (1954) исследовали формирование годичного кольца у трагантиковых астрагалов, И. А. Панковой (1956) изучено камедообразование у астрагалов; в книге А. А. Яценко-Хмелевского «Древесины Кавказа» (1954а) приводятся некоторые данные о строении древесины *Astragalus pycnophyllus* Stev.; М. А. Михайловым (1957) в течение ряда лет изучается биология размножения камедоносных астрагалов и вопросов культуры их в условиях Азербайджана; А. Б. Кадымовой (1957, 1959) проводятся работы по изучению физиолого-биохимических процессов в связи с камедообразованием. Тем не менее, несмотря на относительно большое количество работ по этим растениям, о строении древесины различных видов астрагала имеется весьма мало сведений.

С целью изучения строения отдельных видов и влияния экологических условий на структуру древесины кустарниковых астрагалов нами проводилось исследование *Astragalus pycnophyllus* Stev., *A. andreji* Rzazade, *A. denudatus* Stev., *A. theodorovianus* Fel. et Rzazade, *A. meyeri* Boiss. и *A. caspicus* М. В. Из указанных видов *A. andreji*, *A. denudatus* и *A. caspicus* являются эндемичными видами для Азербайджана. Виды *A. pycnophyllus*, *A. andreji* и *A. denudatus* считаются наиболее продуктивными и имеют промысловое значение.

Образцы древесины для исследования были взяты у *A. pycnophyllus*, *A. meyeri* и *A. theodorovianus* из Лерикского района, сел. Госмолян, с северного и южного склонов, у *A. meyeri* из сел. Госмолян и Шахбузского района, у *A. andreji* из Нухинского района, у *A. denudatus* и *A. caspicus* из окрестностей г. Сумгаит.

При исследовании древесины астрагалов было обращено внимание на качественные признаки, могущие иметь диагностическое и филогенетическое значение: так, нами учитывалось строение и соотношение всех элементов древесины, а для выявления возможных количественных отличий, как между отдельными видами, так и в связи с условиями произрастания, производились многочисленные измерения размеров клеточных элементов древесины, а также учитывались их количество и удельный объем, занимаемый в древесине полостями сосудов и волокон, клеточными оболочками трахеальных элементов и лучами.

Образцы древесины были заготовлены в 1958 и 1960 гг. Куски древесины брались от стебля на одной и той же высоте от шейки корня. Исследование проводилось на 10 препаратах с каждого образца (в том числе взятых в различных условиях произрастания); всего было изучено 100 препаратов.

Древесина астрагалов желтовато-белого цвета, без разделения на ядро и заболону; годовичные кольца большей частью хорошо заметные, сосуды простым глазом не видны, лучи часто ослизняющиеся и в таких случаях отчетливо заметны. Древесина состоит из узких сосудов, волокон либриформа, лучевой, веретеновидной и тяжелой паренхимы.

Годичный прирост у различных видов неодинаков и меняется в связи с экологическими условиями.

Сосуды одного типа — узкие, толщина оболочек колеблется от 6 до 10 μ ; каких-либо отличий в толщине оболочек между ранними и поздними сосудами отмечено не было. Перфорации простые, форма простых перфораций округлая; у всех исследуемых видов перфорации расположены на поперечных стенках. Межсосудистая поровость очередная и супротивная; соотношение между типами поровостей меняется в зависимости от вида и места произрастания. Поры у всех видов астрагалов многочисленные, сближенные и сомкнутые, окаймления межсосудистой поровости овальные — у сближенных четырех-пятиугольные или без определенной формы у почти сомкнутых. Внутренние отверстия щелевидные и овальновытянутые; форма внутренних отверстий различна: встречаются включенные, доходящие до окаймления и пересекающие границы окаймления, которые, соединяясь с внутренними отверстиями соседних пор, создают впечатление: у крупных сосудов — спиральной штриховатости, у мелких — спиральных утолщений.

Волокнистые элементы представлены волокнами либриформа, оболочки волокон довольно толстые; полости волокон щелевидные, поры волокнистых элементов простые, мелкие и редкие, расположены в одном вертикальном ряду. Спиральные утолщения у волокнистых элементов отсутствуют.

Древесина рассеяннососудистая, однако в связи с условиями произрастания наблюдается в той или иной степени тенденция к кольцесосудистости: у одних кольцо просветов состоит из одного ряда крупных, сомкнутых сосудов, у других такое же кольцо состоит только из мелких сосудов, у третьих — из прерывающихся тангентальных групп сосудов. Очертания просветов округлые и овальные.

Переход от ранней древесины к поздней также меняется в связи с условиями произрастания.

Границы годовичных слоев выражены в виде мелких концентрических линий (Аствацатрян и Тер-Абрамян, 1954), представляющих собой полосы паренхимы, идущие строго по контуру камбиального кольца; толщина этого слоя, в зависимости от вида и условий произрастания, колеблется от 1 до 4 ряда клеток. В отличие от других древесных и кустарниковых двудольных, у астрагалов недифференцированные производные клетки камбиального слоя образуют терминальную неодревесневшую паренхиму, расположенную у границы годовичных слоев древесины.

Древесная паренхима скудная или обильная, апотрахеальная — терминальная и диффузная; встречается скудная или обильная паратрахеальная паренхима — вазицентричная; терминальная древесная паренхима веретеновидная, диффузная и вазицентричная тяжелая из 3—6 клеток в тяже. Лучи гомогенные, широкие, до 10—15 клеток в ширину, наиболее часто встречающаяся рядность 8—10. Однорядные лучи у исследуемых видов отсутствуют. Оболочки клеток лучей не одревесневшие. Форма лучей веретеновидная.

На поперечном срезе у большинства видов тангентальные диаметры широких просветов в несколько раз меньше ширины широких лучей; при встрече с сосудами лучи не изгибаются, тангентальные стенки клеток лучей у большинства видов прямые, реже косые, границы годовичного слоя при встрече с лучами прерываются; лучи переходят в дуб, расширяясь по направлению к периферии; очертания лучей при переходе из одного годовичного слоя в другой расширяются.

Вертикальными камедными ходами у астрагалов служат сердцевина стеблей. На тангентальном срезе широкие лучи служат горизонтальными камедными ходами; лучи 4—15-рядные, форма лучей веретеновидная. На радиальном срезе лучи составлены из лежащих узких и квадратных клеток; квадратные клетки вкраплены в основную массу лучевых паренхимных клеток, реже располагаются на концах лучей; длина лежащих клеток от 3 до 5 раз превышает высоту.

Веретеновидная паренхима показывает ярусное расположение.

Для стеблей трагантовых астрагалов характерно, что с возрастом кустарника диаметр сердцевинки и площадь поперечного сечения сердцевинных лучей, заполнен-

ных камедью, образовавшейся при распаде паренхимы, постепенно увеличиваются; сердцевина у переспелой древесины при этом достигает 1 см в диаметре.

Сосуды имеют толстые оболочки (от 6 до 10 μ). Граница годичного слоя прерывается у сердцевинных лучей; она состоит из паренхимных клеток, не успевших дифференцироваться в конце лета и оставшихся в толще древесины в виде тонкостенных неодревесневших и неразделенных перегородками клеток, подобных клеткам камбия.

На поперечном срезе стебля луб занимает примерно 40% всей площади поперечного сечения.

Согласно эволюционной классификации, предложенной в 1954 г. Яценко-Хмельским и Гзыря, по признакам организации древесины астрагалы относятся к восьмому структурному типу строения зрелой древесины, объединяющему растения с максимально высоким уровнем специализации. Однако у всех исследованных нами видов астрагалов было отмечено одно отклонение от этого структурного типа, имеющее как диагностическое, так и филогенетическое значение, — это наличие в строении древесины, наряду с очередной межсосудистой поровостью, также супротивной поровости, встречающейся обычно у растений с более низким уровнем специализации древесины.

При сравнении строения исследованных нами 6 видов астрагалов были отмечены следующие различия между видами: *A. pycnophyllus*, *A. theodorovianus* и *A. meyeri* отличаются тенденцией к кольцесосудистости, и их годичные кольца более или менее хорошо различимы; *A. andreji*, *A. caspicus* и *A. denudatus* явно рассеянососудисты, с плохо или почти неразличимыми годичными кольцами.

У *A. meyeri* древесная паренхима апотрахеальная — терминальная и скудно диффузная, у *A. theodorovianus*, *A. andreji* и *A. caspicus* встречается также паратрахеальная (вазичентричная) паренхима; у *A. pycnophyllus* древесная паренхима обильная, и, кроме вышеуказанных типов распределения, встречаются также паренхимные клетки в тангентальных цепочках (метатрахеальная паренхима). Были отмечены и некоторые различия в ширине внутренних отверстий пор межсосудистой поровости; у *A. andreji* внутренние отверстия преимущественно включенные, реже доходящие и пересекающие границы окаймления; у *A. denudatus* внутренние отверстия доходят до границы окаймления, но не пересекают ее; у остальных видов внутренние отверстия доходят или пересекают границу окаймления.

Самые широкие сердцевинные лучи были отмечены у *A. theodorovianus* и *A. meyeri*, а самые узкие — у *A. caspicus*; самые высокие лучи — у *A. meyeri* и *A. pycnophyllus*; самые низкие — у *A. denudatus*. Большое соответствие между шириной и высотой (крупные лучи) у *A. meyeri*; у остальных видов лучи или широкие низкие или высокие узкие. Максимальный объем, занимаемый сердцевинными лучами, у видов *A. meyeri* и *A. theodorovianus*; минимальный объем лучей у *A. caspicus*. Остальные различия между изучаемыми видами менее существенны.

Отмеченные качественные различия в структуре древесины исследованных видов астрагалов являются, вероятно, видовыми и могут служить диагностическими признаками.

Основные анатомические показатели древесины астрагалов приводятся в табл. 1. Как известно, трагантовые астрагалы представляют собой колючие кустарники, произрастающие обычно на самых сухих местообитаниях.

С целью изучения влияния экологических условий на строение древесины астрагалов нами было проведено сравнительное исследование древесины *A. meyeri* из местообитания в Ларикском районе (с. Госмолян), в условиях равнинных и предгорных полупустынь и солончаковых пустынь, и из Шахбузского района Нахичеванской АССР, находящегося в ландшафтном комплексе полынно-горно-солянковых полупустынь, остепненных полупустынь и нагорных ксерофитов. У лерикского образца древесины *A. meyeri* ширина годичного кольца меньше, чем у Шахбузского образца, тангентальные диаметры и количество сосудов у первого больше, чем у второго; оболочки волокон у лерикского образца более толстые, чем у шахбузского. У лерикского образца сердцевинные лучи более широкие и высокие, чем у шахбузского. Очевидно, что различия между указанными экземплярами вполне согласуются с соответствующими ландшафтными, точнее лесорастительными условиями. В условиях аридности происходят процессы приспособления к условиям среды; при этом древесина формирует более крупные сосуды, толстостенные волокна, широкие и высокие сердцевинные лучи.

Кроме того, вышеуказанным методом брались образцы древесины трех видов: *A. meyeri*, *A. pycnophyllus* и *A. theodorovianus*, произрастающих в Лерикском районе, в сел. Госмолян. Образцы каждого вида брались из кустов, произрастающих на северном и южном склонах.

Результаты детальных описаний и тщательного измерения элементов строения древесины у особей каждого вида показали, что три исследованные вида при произрастании на северных склонах одинаково имеют явно рассеянососудистую древесину, тогда как при произрастании на южном склоне проявляется явная тенденция к кольцесосудистости, причем тангентальные диаметры сосудов увеличиваются, количество сосудов на 1 кв. мм уменьшается, оболочки волокон утолщаются по сравнению с образцами, взятыми с северных склонов. Ширина, высота, а также общий объем лучей у образцов с южного склона превышают эти же показатели у образцов с северного склона.

Ширину годичных слоев не удалось измерить с необходимой точностью, особенно на образцах с северного склона, где границы годичного слоя почти не различимы.

ТАБЛИЦА 1

Основные анатомические показатели древесины астрагалов

Виды	Пункты	Средняя ширина годичного кольца (в мм)	Количество сосудов в 1 кв. мм	% плотной массы (в среднем по ширине годичного кольца)	Танген- тальный диаметр просветов сосудов (в р.)	Танген- тальный диаметр полостей волокон (в р.)	Толщина оболочек волокон (в р.)	Рас- пре- деление сосу- дов	Коли- чество лучей	Макси- мал- ная ради- ность лучей	Шири- на на лучей (в р.)	Высо- та лучей (в р.)	Тип лучей	Объем про- светов сосу- дов (в %)	Объем поло- стей воло- кон (в %)
<i>A. meyeri</i>	Госмолян	0.25	171	37	60	0.9	4.2	Рассеяннососу- дное	2	15	221	976	Гомогенный	37	8
<i>A. meyeri</i>	Шахбуз	0.28	121	40	33.6	0.9	3.0		2	15	162	800		34	8
<i>A. ruscophyllus</i>	Госмолян	0.21	141	40	61.0	0.9	3.6		3	10	180	730		38	8
<i>A. theodorovianus</i> . . .	Госмолян	0.28	130	35	59.0	0.6	3.4		3	20	236	590		36	5
<i>A. andrzej</i>	Нуха	0.28	143	38	47.4	2.4	3.6		3	15	140	560		45	15
<i>A. caspius</i>	Сумгаит	0.35	80	39	45.0	1.8	4.2		3	20	130	574		25	10
<i>A. denudatus</i>	Сумгаит	0.39	126	38	53.0	1.5	4.2		3	15	160	250		28	10

ТАБЛИЦА 2

Анатомические показатели древесины видов астрагалов при произрастании на северных и южных склонах

Виды	Средняя ширина годичного кольца (в мм)	Количество сосудов в 1 кв. мм	Процент плотной массы (в среднем по ширине годичного кольца)	Танген- тальный диаметр просветов сосудов (в р.)	Танген- тальный диаметр полостей волокон (в р.)	Толщина оболочек волокон (в р.)	Распре- деление сосу- дов	Объем лучей (в %)	Коли- чество лучей на 1 кв. мм	Макси- мал- ная ради- ность лучей	Шири- на на лучей (в р.)	Высо- та лучей (в р.)	Тип лучей	Объем про- светов сосу- дов (в %)	Объем поло- стей воло- кон (в %)
<i>A. meyeri</i> ; на южном склоне	0.25	140	37	60	0.9	4.2	Рассеяннососу- дное	33	2	15	221	976	Гомогенный	37	8
на северном склоне . . .	0.28	171	32	48	0.9	3.0		31	2	10	186	800		40	8
<i>A. ruscophyllus</i> ; на южном склоне	0.21	121	40	61.0	0.9	3.6		30	3	10	180	730		38	8
на северном склоне . . .	0.21	141	40	49.0	0.9	3.4		20.4	2	10	110	530		30	8
<i>A. theodorovianus</i> ; на южном склоне	0.28	114	35	59.0	0.6	3.4		35	3	20	236	590		36	5
на северном склоне . . .	0.28	130	32	48.0	0.9	3.0		30	3	15	220	550		30	8

Тангентальные диаметры полостей волокон почти у всех образцов выражены в виде штрихов или точек.

Сравнительные данные по древесине исследованных образцов приводятся в табл. 2.

В результате сравнительно-анатомического анализа образцов выяснилось, что астрагалы на южном склоне, т. е. в условиях более засушливой среды, формируют более толстенные волокна и крупные сосуды с постепенным сосредоточением их у границы годичного слоя.

Явная тенденция к кольцесосудистости у экземпляров, произрастающих на южных склонах, является признаком специализации древесины и указывает на интенсивность приспособления этих видов астрагалов к засушливым условиям среды.

В результате нашего исследования структуры древесины астрагалов, выявленные различия могут быть сведены в следующий ключ для определения изучавшихся видов:

1. Древесина отчетливо рассеянососудистая 2.
- Древесина с тенденцией к кольцесосудистости 4.
2. Лучи высокие (до 1000 μ высоты) *A. andreji* Rzaade.
- Лучи низкие (до 600 μ) 3.
3. Внутренние отверстия окаймленных пор межсосудистой поровости никогда не пересекают окаймление поры *A. denudatus* Stev.
- Внутренние отверстия доходят до границы окаймления или пересекают его *A. caspicus* M. B.
4. Древесная паренхима только апотрахеальная *A. meyeri* Boiss.
- Древесная паренхима также и паратрахеальная 5.
5. Древесная паренхима терминальная, скуднодиффузная, скудновазицентричная и метатрахеальная *A. pycnophyllus* Stev.
- Древесная паренхима терминальная, скуднодиффузная и скудновазицентричная, метатрахеальная паренхима отсутствует . . . *A. theodorovianus* Fed. et Rzaade

Еще раз отметим, что, согласно эволюционной классификации двудольных, астрагалы по признакам организации их древесины должны быть отнесены к растениям с максимально высоким уровнем специализации; однако некоторые наблюдаемые нами признаки строения (наличие супротивной межсосудистой поровости, терминальная паренхима) относятся к структурному типу с более низким уровнем специализации; следовательно, астрагалы занимают какое-то промежуточное положение между 5-м и 8-м структурными типами строения зрелой древесины двудольных, при этом не соответствуя ни 6-му, ни 7-му типам.

Л и т е р а т у р а

Аствацатрян З. А. и Б. М. Тер-Абрамян. (1954). Формирование годичного кольца у трагантовых астрагалов. Изв. АН Арм. ССР, Биолог. и с.-х. науки, VII, 1. — Аствацатрян З. и Г. Ярошенко. (1941). К биологии трагантовых астрагалов Армении. Изв. ФАН СССР, 6. — Гроссгейм А. А. (1953). Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры. Пробл. ботан., I. — Ильин М. М. (1950). Природа пустынного растения (эремофита) в свете растениеводческого познания пустыни. — Кадомова А. Б. (1957). Исследование корневой системы астрагалов. Докл. АН Азерб. ССР, 12. — Кадомова А. Б. (1959). Транспирация трагантовых астрагалов в различных экологических условиях. Тр. Инст. ботан. АН Азерб. ССР, XXI. — Микаилов М. А. (1957). Биология размножения камеденосных астрагалов и их окультивирование в условиях Азербайджана. — Панкова И. А. (1956). К вопросу о камедообразовании у астрагалов. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. V, «Растительное сырье», 4. — Прилипко Л. И. (1954). Лесная растительность Азербайджана. — Флора Азербайджана. (1954). Том V. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Яценко-Хмельевский А. А. (1954а). Древесины Кавказа, I. — Яценко-Хмельевский А. А. (1954б). Анатомия древесины и экологическая эволюция двудольных. В сб. «Вопросы ботаники», подготовленном к VIII Международн. Бот. Конгрессу в Париже. — Jaffray E. C. (1917). Anatomy of woody plants. — Moll H. (1887). Untersuchungen über die Entstehungsweise der Traganthgummi.

Институт ботаники
Академии наук
Азербайджанской ССР,
г. Баку.

(Получено 26 I 1962).

Б. Н. Головкин и Г. Н. Андреев

ПОВТОРНОЕ ЦВЕТЕНИЕ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ

С 7 рисунками

Летом 1960 г. в Полярно-альпийском ботаническом саду (Мурманская область) наблюдались необычно частые случаи вторичного цветения интродуцированных растений. Если в 1959 г. в питомниках сада было зарегистрировано вторичное цветение у 17 видов (19 образцов), то в 1960 г. второй раз цвели растения 53 видов (70 образцов) или около 5% всех имевшихся в коллекциях травянистых растений.

Обилие случаев вторичного цветения несомненно связано с особенностями вегетационного периода 1960 г. Вегетация растений в питомниках началась в конце апреля — начале мая, т. е. на 15—20 дней раньше обычного для условий Сада. В начале третьей декады мая внезапно ударили заморозки до -7.8° , июнь стоял прохладный, июль, наоборот, был на редкость жаркий и засушливый, а август — сравнительно теплый и влажный.

Основной признак вторичного цветения — появление цветков при наличии зрелых или почти зрелых плодов от первого цветения. Реже приходится констатировать второе цветение при незавязавшихся плодах, но после пожелтения генеративных, а иногда и вегетативных частей растений. Подобный случай с *Rhodiola asiatica* D. Don будет рассмотрен ниже.

Первые второй раз цветущие растения наблюдались в конце июля, разгар вторичного цветения пришелся на вторую—третью декады августа. Большинство растений (41 вид или 77% и 45 образцов или 64%) начинало вторичное цветение после созревания семян. Ни один образец, кроме *Draba* из Тикси, не дал вторичного плодоношения. Растения 11 образцов (21%) после первого цветения вообще не завязали семян, т. е. оба цветения были стерильными. В 1959 г. 10 видов (58%), относившихся к 12 образцам (63%), цвели вторично после обсеменения и растения 5 образцов (26%) не завязали семян после первого цветения.

У *Silene acaulis* L. из Самозыса вторичное цветение в 1959 г. было более обильным, чем первое, но ни одно из них не оказалось фертильным. У *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg., *Cardamine hyperborea* Schulz, различных видов рода *Draba* летом 1960 г. наблюдались три цветения.

Литературных данных по вторичному (или, правильнее, повторному) цветению растений сравнительно мало, хотя это явление довольно часто наблюдается в природе, особенно на юге европейской части СССР (Илличевский, 1937).

Возможно, что явление это в не меньшей мере свойственно и северной флоре. Осенью 1958 г. нами было отмечено вторичное цветение более чем у 30 видов растений в тундровых местообитаниях Чукотки и севера Якутии. В условиях Хибин почти ежегодно наблюдается вторичное цветение у ряда местных растений (*Phyllodoce coerulea* Bab., *Oxytropis sordida* Willd., *Rubus chamaemorus* L.).

Чаще всего повторное цветение бывает у травянистых растений, реже у кустарников и особенно редко у высокостебельных деревьев (Галахов, 1937). Иногда наблюдается по три и более вспышки цветения в течение лета у одного и того же растения. Так, по данным С. О. Илличевского (1937), у некоторых яблонь летом 1936 г. было четыре цветения. Повторное цветение у растений наблюдается обычно во влажный и теплый период конца лета. Положительное влияние повышенной температуры и влажности отмечается и в наблюдениях над вторично цветшими в оранжерее тропическими кустарниками — каллистемонами (Полунина, 1957; Казарян, 1959). Поэтому многие авторы считают, что повторное цветение есть результат воздействия повышенных осенних температур в сочетании с высокой влажностью, что создает осенью как бы повторение весенних условий, способствующих распусканию сформировавшихся генеративных почек (Илличевский, 1925; Галахов, 1937; Казарян, 1959; Ворошилов, 1960), особенно если перед этим был очень сухой период (Галахов, 1961).

Имеются сведения о том, что перевезенные из Гренландии в Данию различные виды рода *Draba* приобрели способность цвести по нескольку раз в год, что не наблюдалось на родине этих растений.

У *Potentilla nivea* L. в том же опыте отмечалось несвойственное ей ремонтантное цветение, а гренландские ивы по нескольку раз в лето сбрасывали и снова распускали листву (Sörensen, 1941).

В литературе имеются указания на структурные отличия побегов и цветков вторичного цветения у древесных пород (Коровин и Туйчиев, 1948) и кустарничков (Штейнберг, 1936). Такие отличия наблюдаются и у травянистых растений.

За время между началом вторичного цветения и концом вегетации, обусловленным низкими температурами или снегопадами, растения обычно не успевают сформировать нормально развитые цветки или соцветия. В большинстве случаев недоразвивается цветонос, который часто бывает в 1.5—2 и более раз короче, чем во время первого цветения, стебли соответственно тоньше, стеблевые листья мельче (рис. 1 и 2). Чаще всего на стебле наблюдается уменьшенное число цветков, но бывают и исключения. Так, у *Campanula tridentata* Schreb., имеющей в природе одноцветковый цветоносный

стебель, в этом году наблюдалось на поздно и вторично цветущих экземплярах до пяти нормально развитых цветков на цветоносном стебле. Каждый цветок сидел на короткой цветоножке, выходящей из пазухи стеблевого листа (рис. 3).

Цветки во время вторичного цветения в среднем приблизительно в 1.5 раза мельче нормально развитых цветков, реже такой же величины.

Интересно строение генеративного побега *Anemone crinita* Juz. во время второго цветения. Обычно соцветия этого вида в природных условиях представляют собой простой 3—5-цветковый зонтик на стебле высотой 12—45 см. В условиях Сада число цветков в соцветии часто увеличивается до 6—7, а высота стебля может достигать 60 см.

При вторичном цветении наблюдается заметное отставание в развитии одних цветков в соцветии по сравнению с другими. В одном случае отмечена пролификация соцветия, продолжение роста его оси и образование второго зонтика, в это же время в нижнем зонтике наряду с нормально развившимися цветками образовались боковые оси, каждая из которых несла недоразвитое соцветие (рис. 4). Ветвление цветоносного стебля *Anemone crinita* наблюдалось и раньше, в 1957 г., когда на стебле поздно цветущего экземпляра образовался стеблевой лист, похожий по форме на прикорневые листья, но несколько меньший по размерам. Из пазухи его на довольно длинном стебле поднималось «соцветие», состоявшее из одного цветка с небольшими листочками покрывала (рис. 5).

Нужно добавить, что ни ветвления стеблей, ни образования стеблевых листьев у *Anemone crinita* в природе не наблюдается. Все изменения в строении генеративных частей наблюдались у растений местной репродукции.

Пролификация цветка при вторичном цветении, возникшая летом 1959 г. у *Adonis vernalis* L. и *A. sibiricus* Patr., имела видимость вторичного прироста. На одном растении был найден недоразвитый цветок около 1.5 см в диаметре с позеленевшими частями околоцветника, который мало чем отличался от следующих за ним мутовок стеблевых листьев. На других экземплярах признаков цветка уже не наблюдалось, но имелась резко отграниченная зона соединения старой темно-зеленой части стебля и развившегося из цветочной почки светлого-зеленого облиственного побега длиной в 1.5—2.3 см. По-видимому, на стадии дифференциации частей цветка генеративная почка подверглась воздействию неблагоприятных внешних условий, что вызвало сначала недоразвитие, а потом и пролификацию цветка. Надо добавить, что во все годы растения упомянутых адонисов регулярно цвели и плодоносили, а вторичное цветение наблюдалось лишь в 1939 г. Подобное же «вторичное отрастание» наблюдалось в 1960 г. у *Thalictrum speciosissimum* Loefl. из Упсалы. Кроме того, у *Callianthemum angustifolium* Witasek в августе 1960 г. происходили повторное раскрытие вегетативных почек и рост молодых листьев (вторичное цветение этого вида наблюдалось лишь у одного образца местной репродукции).

Отвлекаясь от описанных выше морфологических и фенологических аномалий вторичного цветения, все разнообразие его форм можно свести к двум типам.

1. Запоздавшие цветки появляются в пазухах стеблевых листьев, сидящих на цветоносном стебле, оставшемся от первичного цветения, и являются по отношению к первичному осевому цветку или соцветию латеральными (рис. 6). Таково вторичное цветение у *Aster alpinus* L. Этот вид в природе в диком виде цветет одиночными корзинками. В садовой практике встречаются сорта (например, *A. alpinus superbus*) с двумя-тремя соцветиями (Bailey a. Bailey, 1949). Положение этих соцветий на стебле такое же, как это описано выше, но обычно боковые соцветия развиваются одновременно с осевым соцветием. Мы же наблюдали, что боковые соцветия появились через 26 дней после отцветания соцветия на главной оси, и таким образом образовался перерыв в цветении.

У *Ranunculus caucasicus* M. B. цветение на боковых осях началось после того, как засохли главная ось (в верхней своей части) и кроющий лист, из пазухи которого выходит боковая ось.



Рис. 1. Повторное цветение у *Anemone crinita* Juz.

а — генеративный побег первого цветения; б — повторное цветение.

2. При повторном цветении образуется самостоятельный генеративный побег из пазухи прикорневого листа (рис. 7). Большинство случаев вторичного цветения относится именно к этому типу. В качестве примера здесь уместно привести несколько необычный случай цветения *Rhodiola asiatica* D. Don.

Майские заморозки 1960 г. привели к отмиранию части не успевших еще раскрыться цветочных почек. Большинство растений, которые лишились таким образом бутонов, в лето 1960 г. не цвело. *Rhodiola asiatica*, у которой майский заморозок унич-

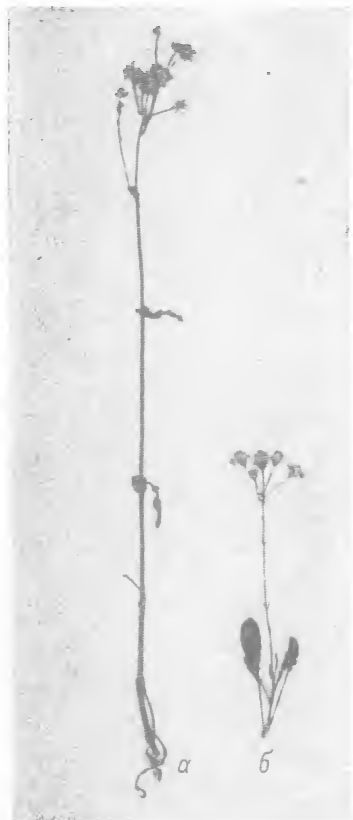


Рис. 2. Повторное цветение у *Senecio aureus* L.

а — генеративный побег первого цветения; б — повторное цветение.



Рис. 3. Повторное цветение *Campanula tridentata* Schreb.

тожил всю надземную часть в фазе бутонизации, начала отрастать через месяц после заморозка и на смену первым отмершим бутонам образовала новые. Такое цветение (9 VII—14 VII) тоже можно считать вторичным, так как между ним и первым «потенциальным» цветением прошел значительный период покоя.

Однократное цветение в течение одного вегетационного периода, по-видимому, надо считать наиболее молодым типом цветения, образовавшимся вследствие дифференциации года на благоприятный и неблагоприятный для цветения периоды. Состояние относительного покоя, продолжающегося от одного цветения до другого, выработалось исторически как приспособление к перенесению неблагоприятных условий, при которых растение сохраняется в виде той или иной формы почек переживания (термин «зимующие почки» применим только к растениям умеренных широт).

В странах с постоянно влажным и теплым климатом сохранялся древний тип цветения — непрерывный. Действительно, у многих растений тропиков мы встречаем в любое время года на одном и том же экземпляре рядом с цветками плоды от предшествовавшего цветения.

Как реверсивный признак такой тип цветения, но ограниченный во времени вегетационным периодом, можно встретить и у растений умеренных широт, например у *Herniaria glabra* L. (Ворошилов, 1945). Можно наблюдать его и среди интродуцированных растений Полярно-альпийского ботанического сада. Таковы *Viola altaica* Ker-Gawl., *Papaver nudicaule* L., *Bellis perennis* L., *Hutchinsia alpina* R. Br.

Суровые условия июльской полярной засухи в 1960 г. вызвали значительный перерыв в цветении у некоторых из них. Это указывает нам на один из возможных случаев возникновения вторичного цветения у растений, которым свойственно непрерывное цветение. Из этого же следует, что некоторые вторично цветущие растения, по-видимому, можно превратить в непрерывно цветущие с помощью соответствующей агротехники.

Чаще всего повторное цветение можно считать частичным возвратом к ремонтантному цветению растений, у которых в ходе эволюции выработалось устойчивое однократное цветение в течение вегетационного периода. При этом различная способность к повторному цветению у разных видов и даже образцов растений показывает, на-



Рис. 4. Повторное цветение *Anemone crinita* Juz.

a — экземпляр, несущий пролифицированное соцветие.



Рис. 5. Формирование второго соцветия у *Anemone crinita* Juz. при повторном цветении.

сколько консервативен возникший у них период покоя, насколько лабильно растение во внешних условиях, способствующих распусканию спящих почек. Такая реверсия, как следует из изложенного выше, обычно проявляется при наступлении особо благоприятных условий в конце лета и осенью (повышенная температура и влажность), либо при перенесении растений в новые, более благоприятные для роста и развития условия. Учитывая, что вторичное цветение в подавляющем большинстве случаев не дает семян, его следует рассматривать как пример относительной приспособленности растений к условиям внешней среды.

В условиях Сада наиболее консервативной в отношении вторичного цветения группой явились геофиты, главным образом луковичные. Единственный корневищный геофит, у которого наблюдалось вторичное цветение, — *Polygonum carneum* С. Koch.

Несколько особо стоит вопрос о повторном цветении у интродуцированных эфемеров. Большинство однолетних злаков (*Bromus*, *Eremopyrum* и др.) имеют в условиях Кольского полуострова два четко выраженных поколения генеративных побегов. В отдельных случаях первое поколение побегов стерильно, второе — фертильно и более мощно (например, у среднеазиатских образцов *Bromus scoparius* L.). Среди образцов *B. tectorum* L. из различных мест репродукции, в зависимости от условий года, можно было видеть все переходы от одиночного колосшения к повторному и непрерывному. Сходно вели себя и однолетники-эфемеры из других семейств: *Koeleria linearis* Pall., разные виды *Malcolmia* и *Roemeria*. Приведенные факты еще раз свидетельствуют о большой лабильности и внутривидовой неоднородности эфемеров.

В нашем распоряжении нет конкретных морфологических данных, на которые можно опираться, поэтому при объяснении причин возникновения вторичного цветения можно предположить три случая.

1. Все почки к концу вегетационного периода прошлого года были на разных стадиях морфогенеза. При одинаковых темпах развития цветочные побеги из одних почек скорее достигнут цветения, другие же позже; они как раз и дадут вторичное цветение. По-видимому, такой случай мы имеем при первом типе вторичного цветения (*Aster alpinus* L., *Ranunculus caucasicus* M. B.).

2. Все почки к концу вегетационного периода были на одинаковых стадиях морфогенеза. Но часть почек приостановилась в своем развитии под влиянием каких-то тормозящих факторов в период между концом вегетации прошлого года и началом бутонизации данного года. Такие заторможенные в своем развитии почки могли позже дать начало генеративным побегам, обусловившим второе цветение.



Рис. 6. Развитие соцветий второго порядка у *Aster alpinus* L. при повторном цветении.



Рис. 7. Повторное цветение *Phyteuma orbiculare* L. Образование самостоятельных генеративных побегов из пазух прикорневых листьев.

3. Менее вероятен случай, когда генеративная почка могла заложиться и развиться до цветения в один вегетационный период, т. е. в год цветения. В нашем распоряжении имеются данные, что большая часть декоративных многолетников в условиях нашего Сада формирует свои генеративные органы в предшествующее цветению лето. Для эфемеров же, естественно, имеет место именно этот третий случай.

Конкретные данные, касающиеся высказанных предположений, может дать только детальный морфологический анализ генеративных почек разных лет.

Л и т е р а т у р а

В о р о ш и л о в В. Н. (1945). Фенологические наблюдения в связи с работами по интродукции и систематике растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 50, 1—2. — В о р о ш и л о в В. Н. (1960). Ритм развития у растений. — Г а л а х о в Н. Н. (1937). Вторичное цветение растений. Природа, 1. — Г а л а х о в Н. Н. (1961). Необычное лето 1959 г. и вторичное цветение растений в Тувинской автономной области. Бот. журн., 3. — И л л и ч е в с к и й С. О. (1925). Второе цветение, его механизм и причины в связи с условиями цветения вообще. Журн. Русск. бот. общ., 10, 1—2. — И л л и ч е в с к и й С. О. (1937). О вторичном цветении растений. Сов. бот., 4. — К а з а р я н В. О. (1959). Физиологические основы онтогенеза растений. — К о р о в и н Е. П. и М. Т у й ч и е в. (1948). О весеннем возобновлении и вторичном цветении грецкого ореха в Средней Азии. Бот. журн., 3. — П о л у н и н а Н. Н. (1957). К биологии цветения и эмбриологии *Callistemon*. ДАН СССР, 116, 2. — Ш т е й н

Берг Е. И. (1936). О тератологических изменениях цветка *Phyllodoce coerulea* Bab. Бот. журн., 4. — Bailey L. H. and E. Z. Bailey. (1949). Hortus Second. A Concise Dictionary of Gardening, General Horticulture and Cultivated Plants in North America. — Sørensen. Th. (1941). Temperature relations and phenology of North-east Greenland flowering plants.

Полярно-альпийский
ботанический сад
Академии наук СССР,
г. Кировск.

(Получено 26 IV 1961).

Г. Шамсиев

ВЛИЯНИЕ ДЛИНЫ ДНЯ НА РАЗВИТИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ МАРИ БЕЛОЙ

С 3 рисунками

Задачей настоящего исследования явилось выяснение реакции различных по происхождению форм мари белой на длину дня. Вопросу о том, как влияет тот или иной фотопериод на развитие однолетних сорняков маревых, ранее не уделялось достаточного внимания: в литературе имеются лишь единичные данные об этом (Потапенко, 1945; Холоденко, 1952; Завадский, 1957, 1961; Савин, 1957, 1959; Шамсиев, 1962; Завадский и др., 1962, и др.). В этих работах указывается, что мари белая является растением короткого дня. На коротком дне цветение начинается почти на месяц раньше по сравнению с естественным днем, а выращивание при непрерывном освещении, наоборот, значительно задерживает ее развитие. Длина дня сильно влияет на морфогенез растения в целом; так, на коротком дне наблюдается быстрый рост боковых побегов, образование более крупных клубочков, увеличение размеров и веса семян.

Объект и методика опытов

Мари белая *Chenopodium album* L. — типично яровое растение, цветет и плодоносит во второй половине лета, размножается только семенами. Семена обладают растянутым периодом прорастания и способностью сохранять всхожесть годами.

Структура ленинградской популяции мари белой была исследована К. М. Завадским с сотрудниками (1957, 1961, 1962) и В. Н. Савиным (1957, 1959). Ими было выделено в этой популяции шесть морфо-биологических групп (I, II, III, IV, V и VI), характеризующихся определенным комплексом признаков.

В настоящее исследование были включены только II ранняя и VI поздняя морфо-биологические группы, которые наиболее резко отличаются друг от друга по своим внешним признакам и ритму развития. Кроме двух морфо-биологических групп ленинградской популяции, были взяты три географические экогруппы: из Белгородской области, из Майкопа и из Кировакана (Армянская ССР).

В опыте были использованы семена урожая 1957 г. Все семена предварительно ставились на стратификацию с 27 ноября по 5 мая, а затем высевались в пикировочные ящики. Полученную рассаду в фазе двух листочков высаживали в вегетационные сосуды размером 20×20 см, по 5 растений в каждый. Растения выращивались от всходов до созревания при разной длине дня, а именно: на 10-, 12-, 13-, 14-, 15-, 16-, 18- и 24-часовом дне.

В течение вегетационного периода проводились фенологические наблюдения, фиксировались этапы развития растений, а также описывались морфологические изменения, вызванные различными условиями выращивания.

Результаты опытов

Все растения мари белой, как ленинградской популяции, так и различных географических экдгрупп, выращенные на естественном (18-часовом) и непрерывном (24-часовом) дне по многим признакам сильно отличаются от растений, выращенных на коротком (10—16-часовом) дне (рис. 1—3).

Растения почти всех групп мари белой, выращенные на длинном (18- и 24-часовом) дне, были высокорослыми и сильно ветвистыми; исключение составила VI морфо-биологическая группа, растения которой хотя и были высокорослыми, но слабо ветвистыми, пирамидальными. Каждый побег оканчивался соцветием; соцветия у растений II морфо-биологической группы были лапчатыми или метельчато-лапчатыми, у других форм — метельчатыми (рис. 1—3).

На коротком (10—16-часовом) дне растения отличались низкорослостью, слабой ветвистостью, они в большинстве случаев были одностебельными. Соцветия у растений II морфо-биологической группы были очень компактными, похожими на колос; у VI морфо-биологической группы и группы из Белгородской области они напоминали рыхлый колос, а у растений из Майкопа и Кировакана соцветия были метельчатыми.

Листья растений, выращенных на длинном дне, были крупными продолговато-ромбическими, край листа неравнозубчатым, окраска его темно-зеленая. У растений II морфо-биологической группы ленинградской популяции, а также у растений майкопской популяции окраска листа была зеленой, с красной каймой. На длинном дне индекс листа (отношение длины к ширине) был меньше, нежели на коротком дне, на-



Рис. 1. Изменения в росте и развитии мари белой II морфо-биологической группы ленинградской популяции, выращиваемой при разной длине дня.

пример у II морфо-биологической группы на 10-часовом дне он равен 1.8, в контроле 1.5, а при непрерывном дне 1.2.

Листья растений, выращенных на коротком дне, были мелкими, встречались мало-зубчатые и главным образом цельнокрайние, ланцетовидные, окраска была темно-зеленой, имелась темно-красная кайма.

В табл. 1 для всех исследованных форм мари белой, выращенных на 10-часовом дне, указано число дней от появления всходов до цветения и созревания. В этих усло-



Рис. 2. Изменения в росте и развитии мари белой VI морфо-биологической группы ленинградской популяции, выращиваемой при разной длине дня.

виях у всех форм цветение происходило более или менее одновременно. Наиболее рано (на 39-й день) зацвели формы ленинградская II и белгородская. Запоздала с цветением на 6 дней майкопская форма.

Для того чтобы иметь возможность сравнивать темп развития различных форм мари белой при других длинах дня, продолжительность периода до наступления цве-

ТАБЛИЦА 1

Влияние различной длины дня на скорость развития мари белой (посев 17 мая, появление всходов 20 мая 1960 г.). Быстрота наступления цветения и созревания при 10-часовом дне принята за 100

Популяция		Число дней до цветения на 10-часовом дне	Продолжительность периода до наступления цветения (в % к 10-часовому дню)					Число дней до созревания на 10-часовом дне	Задержка созревания (в % к 10-часовому дню)				
			длина дня (в часах)						длина дня (в часах)				
			14	15	16	18	24		14	15	16	18	24
Ленин-градская	II морфо-биологическая группа . . .	39	105	100	110	135	135	66	116	116	131	169	169
	VI морфо-биологическая группа . . .	42	100	100	109	207	207	87	100	100	169	169	190
Белгородская		39	120	120	120	123	210	88	100	100	129	171	189
Майкопская		45	102	195	233	331	—	87	159	251	251	251	—
Кироваканская		42	100	129	352	352	352	112	96	106	166	166	166

тения и созревания была выражена в процентах от продолжительности соответствующего наступления периода на 10-часовом дне. Это позволило наглядно представить различия в реакции разных форм белой мари на длину дня.

Марь белая — факультативно короткодневное растение, способное развиваться как на коротком, так и на длинном (14-часовом) дне. Но длинный день задерживает развитие различных ее форм не в одинаковой степени. Так, цветение формы II ленинградской на 24-часовом дне задерживается по сравнению с 10-часовым днем всего лишь



Рис. 3. Изменения в росте и развитии мари белой из Белгородской области, выращиваемой при разной длине дня.

на 35%, тогда как поздно созревающая популяция ленинградская VI уже на 18-часовом дне удлинит в 2 раза период до цветения в сравнении с ее растениями, выросшими на 10-часовом дне.

В табл. 1 цифрами справа представлены длины дня, при которых период до цветения увеличивается в 2 раза по сравнению с 10-часовым днем. Для формы из Белгорода это происходит на 24-часовом дне, для популяции из Кировска — на 16-часовом дне, для майкопской же популяции — на 15-часовом дне. Вполне очевидно, что чем южнее по своему происхождению форма мари белой, тем более короткого дня она требует для быстрого зацветания и тем сильнее задерживается ее цветение при удлинении дня.

ТАБЛИЦА 2

Влияние различной длины дня на рост растений и вес надземной зеленой массы мари белой (в процентах от этих показателей на 10-часовом дне к моменту уборки)

Популяция		Высота (в см) на 10-часовом дне	Высота в % от высоты при 10-часовом дне					Вес (в г) на 10-часовом дне	Вес в % от веса при 10-часовом дне				
			длина дня (в часах)						длина дня (в часах)				
			14	15	16	18	24		14	15	16	18	24
Ленин-градская	II морфо-био-логическая группа . . .	20	160	200	320	600	700	3.1	109	132	409	949	1593
	VI морфо-био-логическая группа . . .	22	295	277	295	704	818	1.7	341	358	576	2511	2905
Белгородская		36	150	191	211	458	513	2.9	341	844	896	1051	1120
Майкопская		20	350	500	625	800	900	5.7	842	450	800	884	843*
Кироваванская		18	205	444	533	777	750	1.3	361	151	2730	2730	4761

Примерно та же закономерность наблюдается и в отношении созревания. Здесь необходимо обратить внимание на одну особенность. Созревание семян майкопской популяции мари белой на 10-часовом дне происходит на 87-й день, тогда как кирово-Ваванская форма созревает на 25 дней позже (на 112-й день). В то же время с удлинением дня созревание кирово-Ваванской популяции происходит лишь с небольшой задержкой даже на 24-часовом дне. Созревание же семян майкопской популяции на длинном 16—18-часовом дне очень сильно задерживается, а на 24-часовом дне оно так и не осуществилось. Такие особенности этих двух форм мари белой можно объяснить тем, что кирово-Ваванская популяция произрастает в горах, тогда как майкопская популяция — долинного происхождения. Это согласуется с данными В. И. Разумова (1961), показывающими, что мари белая короткого дня горного происхождения менее требовательна к длине дня.

Необходимо отметить сильное влияние дня на рост растения мари белой. За вегетационный период высота растений измерялась 4 раза, а именно: 27 июня — на 37-й день, 7 июля — на 47-й день, 17 июля — на 57-й день и в день уборки урожая. Вначале растения на коротком дне по сравнению с длинным днем растут энергичнее, затем, в связи с наступлением цветения, они постепенно замедляют рост, в то время как растения на длинном дне продолжают вегетировать и становятся более высокорослыми (табл. 2).

В этой таблице приведена высота растений в процентах к их высоте на 10-часовом дне. Растения II морфо-биологической группы ленинградской популяции на коротком (10-часовом) дне к моменту уборки достигали высоты 20 см, в контроле (18-часовой день) — 120 см (600%), а на непрерывном дне — 140 см (700%). Примерно таким же был рост растений кирово-Ваванской популяции. Более высокорослыми оказались растения VI морфо-биологической группы ленинградской популяции, кирово-Ваванской и майкопской популяций.

В день уборки учитывались вес семян (на одно растение), вес листьев и вес стеблей с ветвями, а также абсолютный вес семян.

В табл. 2 приведены также данные по весу надземной массы растений при различной длине дня в процентах к их весу на 10-часовом дне.

Вес надземной части растений мари белой на коротком дне по сравнению с весом на длинном дне значительно меньше, например средний вес зеленой массы одного растения II морфо-биологической группы ленинградской популяции на коротком (10-часовом) дне к моменту уборки был 3.1 г (100%), в контроле (18-часовой день) — 29.4 г (948%), а на непрерывном дне — 49.4 г (1593%); у кирово-Ваванской популяции соответственно: 1.3 г (100%), 35.5 г (2730%) и 61.9 (4761%).

В конце опыта были также определены абсолютный вес и урожай семян (табл. 3). Средний вес семян на одном растении II морфо-биологической группы ленинградской популяции на 10-часовом дне к моменту уборки составлял 1.1 г, в контроле (18-часовой день) — 13.5 г, а на непрерывном дне — 21.2 г и т. д. С увеличением дня удлиняется вегетационный период, возрастают вес растений и их семенная продуктивность.

* Растения не плодоносили.

ТАБЛИЦА 3

Влияние различной длины дня на семенную продуктивность растений мари белой

Популяция		Вес семян (в г) в среднем на одно растение						Абсолютный вес (1000 штук) семян (в г)					
		длина дня (в часах)											
		10	14	15	16	18	24	10	14	15	16	18	24
Ленинградская	II морфо-биологическая группа	1.1	1.0	1.5	6.5	13.5	21.2	1.02	0.95	0.77	0.68	0.69	0.80
	VI морфо-биологическая группа	0.4	2.6	1.5	3.6	15.4	16.4	1.37	1.00	1.39	1.05	0.71	0.80
Белгородская		1.5	4.1	11.0	11.5	10.4	12.5	1.00	0.83	1.20	0.78	0.60	0.80
Майкопская		2.5	8.7	9.1	15.7	12.3	—	0.86	0.76	0.65	0.65	0.66	—
Кироваванская		0.2	1.5	4.0	6.4	8.5	14.5	0.94	1.02	0.77	0.77	0.76	0.92

При выращивании мари белой на коротком дне значительно возрастает абсолютный вес семян, например у VI морфо-биологической группы ленинградской популяции на 10-часовом дне вес 1000 семян составил 1.37 г, а на непрерывном дне — только 0.8 г. Таким образом, в условиях короткого дня растение мари белой относительно быстро формирует небольшое число полновесных семян, тогда как на длинном дне семена образуются в большом количестве, но мелкие и со значительным запозданием.

Итак, исследование реакции различных по происхождению форм мари белой на длину дня показало следующее.

При выращивании на коротком 10—15-часовом дне развитие растений всех популяций совершается быстрее: от появления всходов до бутонизации проходит 32—45 дней, а до полного созревания 66—119 дней.

На длинном дне резко проявляются различия популяций по силе роста: популяции южного происхождения оказываются относительно более высокорослыми по сравнению с северными.

Все растения, выращиваемые на коротком дне, более низкорослые и образуют меньше зеленой массы, чем на длинном дне.

Воздействие различных фотопериодических режимов вызывает изменения и морфологических признаков — формы листьев и соцветий.

При выращивании растений на коротком дне абсолютный вес семян увеличивается, а урожайность их уменьшается.

Л и т е р а т у р а

Завадский К. М. (1957). К вопросу о дифференциации у высших растений. Вестн. ЛГУ, 21, 4. — Завадский К. М. (1961). Учение о виде. — Завадский К. М., А. М. Горобец, Л. Е. Ходьков, Л. Н. Хахина. (1962). Некоторые результаты изучения популяций высших растений. В кн.: Вопросы экспериментальной биологии. Тр. Петергофск. биол. инст., 19. — Потапенко А. И. (1945). О приспособительном значении фотопериодической реакции. ДАН СССР, 46, 3. — Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений. — Савин В. Н. (1957). К характеристике морфо-биологических групп в популяциях некоторых перекрестноопыляющихся растений. Вестн. ЛГУ, 21, 3. — Савин В. Н. (1959). Сравнительное изучение состава популяций некоторых видов перекрестноопыляющихся растений. Диссерт. ЛГУ. — Холоденко Б. Г. (1952). Формирование семян у аксиприса и садовой лебеды. Агробиол., 3. — Шамсиев Г. (1962). Влияние длины дня на формирование периода покоя у семян мари белой. Бот. журн., 9.

Институт ботаники
Академии наук
Узбекской ССР,
Ташкент.

(Получено 10 IX 1962).

В. А. Гаврилюк

РИТМ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ НА ВОСТОКЕ ЧУКОТКИ

С 3 рисунками

В последнее время появилось значительное число работ, посвященных изучению биологии северных растений. Отрицание у последних сезонного чередования синузиальных аспектов (Kjellman, 1885; Сочава и Городков, 1956) оказалось несостоятельным. Совместное произрастание растений в суровых условиях Севера, с его малым вегетационным периодом, привело к такой комбинации видов, при которой каждый из них по-своему использует окружающую обстановку в фитоценозе, хотя в упомянутых условиях гораздо более существенным моментом является приспособленность к абиотическим факторам. Наличие синузиальных аспектов («сезонных фракций», — Толмачев, 1960) у растений Крайнего Севера подтверждено рядом исследований (Александрова, 1956, 1960; Bliss, 1956; Шамурин, 1960).

В одной из наших работ (Гаврилюк, 1961а) мы характеризовали ритмику сезонного развития растений Чукотки, поэтому в настоящей статье рассмотрим лишь некоторые особенности биологии растений, обуславливающие тот или иной ритм их развития.

Среди климатических факторов, оказывающих огромное влияние на развитие растений, помимо теплового следует назвать снежный покров. В условиях Чукотки с ее гористым рельефом снег определяет не только величину вегетационного периода, но и распределение тех или иных видов по площади (Гаврилюк, 1961а).

Рассмотрим изменения ритма развития у одного из так называемых снеголюбов — *Cassiope tetragona* (L.) D. Don (рис. 1). В зависимости от высоты снега вегетационный период колеблется: он уменьшается с повышением мощности снежного покрова. Однако по мере приближения начала вегетации к кульминационной точке лета (июль) сокращается префлоральный период, а в известной мере и период цветения. Благодаря свойству вечнозелености данного и некоторых других видов внутренние процессы активизируются очень рано, что также увеличивает общее время вегетации. У подавляющего большинства видов района исследований это осуществляется за счет зимнезелености (злаки, осоки и многие другие). В данном отношении играют существенную роль и старые остатки листьев, сохраняющиеся многие десятилетия (Тихомиров и Галазий, 1952). Нагревание их или стебля (у деревянистых форм) в ранневесеннее время способствует более раннему пробуждению растений.

Более константным является период плодоношения (рис. 1), хотя у многих видов при известной сформированности плодов созревание (дозревание) происходит и после установления морозов. Именно это мы и наблюдаем как у *Cassiope tetragona*, так и у многих других видов (в частности, у всех *Ericaceae*). В данном случае имеет место, по-видимому, увеличение интенсивности поглощения тепловых лучей: за месяц-полтора до созревания плодов у многих растений резко увеличивается количество антоциана. Возможно происходит и общая перестройка процессов обмена, влекущая более быстрое формирование семян. Но так или иначе, все же именно период плодоношения сильнее всего лимитирует общее время развития, — он наиболее «консервативен» среди других жизненных явлений.

При резком сокращении вегетационного периода из-за глубоких снежных заносов или ухудшения климатической обстановки в данном сезоне наблюдаются некоторые изменения в формировании органов. Так, заложение генеративных побегов, например у кустарничков (*Cassiope*, *Phyllodoce*, *Empetrum* и др.), происходит в верхней части главного побега на втором году его формирования, но при описанных обстоятельствах они вовсе не образуются. Другим случаем является полное или частичное отмирание уже сформированных генеративных почек, наступающее в начале вегетации или в подснежном состоянии. Перерасход внутренних ресурсов восполняется за счет генеративных элементов (Цингер, 1958). Но сохранение особи в дальнейшем компенсирует эту потерю.

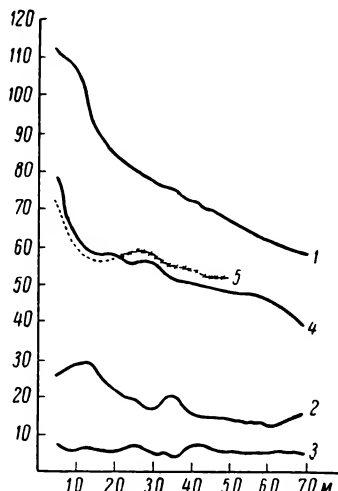


Рис. 1. Продолжительность некоторых фенологических фаз *Cassiope tetragona* в зависимости от высоты снежного покрова.

1 — вегетационный период; 2 — префлоральный период; 3 — цветение; 4 — постфлоральный период; 5 — период плодоношения (часть его протекает после прекращения вегетации, в начале зимнего периода). По оси абсцисс — высота снежного покрова; по оси ординат — дни.

Чрезвычайно важным моментом приспособления растений к сохранению нормального фенологического ритма (чередования фенофаз) в суровых условиях является заблаговременное заложение генеративных органов. Отмеченная многими исследователями (Миддендорф, Тихомиров, Серебряков и др.) эта особенность до сих пор не получила должного освещения в литературе. Лишь работа Сёренсена (Sørensen, 1941) показала, насколько далеко продвинутом оказывается у растений Севера развитие генеративных органов к периоду покоя.

Наши исследования в этом отношении затронули около 25 видов. Полученный материал позволил выделить три группы растений по времени начала заложения цветка и его полного формирования (Гаврилюк, 1961б). Остановимся на некоторых деталях. Для примера рассмотрим развитие цветка у кустарничка *Dryas punctata* Juz. и у корневищного многолетника *Acomastylis rossii* (R. Br.) Greene.

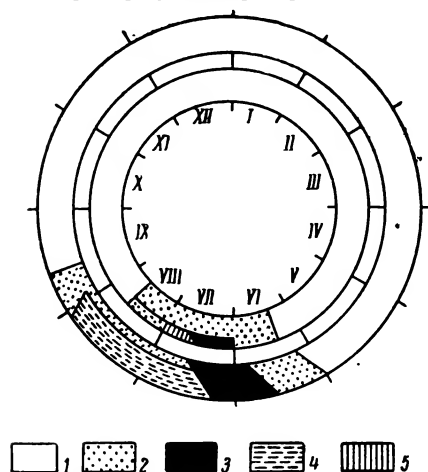


Рис. 2. Фенологическое развитие (наружный круг) и внутрипочечное формирование органов (внутренний круг) у *Dryas punctata*.

1 — период покоя; 2 — пре- и постфлоральный периоды; 3 — цветение; 4 — плодоношение. Во внутреннем круге: 2 — формирование вегетативных и 3 — генеративных органов, 5 — увеличение объема новообразований. Римские цифры — месяцы.

возраста 65—100 лет, формирование генеративного побега продолжается в течение двух вегетационных сезонов (рис. 3). При достижении генеративного возраста (Работнов, 1950) в пазухах листьев закладываются зачатки генеративных побегов. Как исключение образуется вегетативная почка. В первый год формирования генеративных побегов на них лишь намечаются зачатки листьев и бугорки цветков (с бугорками наружных листочков околоцветника). Во второй год формирование протекает довольно быстро и завершается полностью. Однако при этом, в зависимости от условий, из 5—8 зачатков генеративных органов остается 1, редко 2, в пазухах самых наружных листьев, а чаще даже только в пазухе последнего листа данной вегетации. Все остальные зачатки погибают, не развиваясь.

Наружное или внепочечное положение генеративного побега ускоряет время зацветания. Некоторое замедление развития происходит за счет неполной специализации этих побегов. Вид относится также к поздневесенним.

Весьма существенное значение в определении того или иного срока зацветания вида имеет пространственное расположение его корневой системы. По этому поводу мы встречаем краткое замечание в работе Свешниковой (1952). Характерной чертой подавляющего большинства (свыше 300 видов) исследованных растений района является образование у них в той или иной мере обильных придаточных корней. Свойственное большинству видов поверхностное их распространение (как и основной части корневой системы) и наличие значительного количества мелких (волосковидных) корешков на самой поверхности (обычно среди разлагающихся остатков) создают предпосылки для раннего пробуждения растений весной. Такими особенностями обладают *Ericaceae*, *Salicaceae* и многие другие. Наоборот, стержневая корневая система или ортотропное корневище и в связи с этим пребывание их более длительное время в замёрзшем или холодном грунте влекут за собою запаздывание в развитии. Такое явление мы наблюдаем у *Claytonia acutifolia* и др. Известное замедление развития обуславливается также тем, что у некоторых видов подавляющая часть стеблей расположена в почве

Куропаточья трава — прижатый к поверхности грунта спалерный кустарничек, отличающийся хорошо разветвленной кроной и обильным облиствением. Листья заменяются постепенно, и некоторое их количество (4—5), образовавшееся во второй половине вегетации, уходит в зиму. В течение зимы часть их погибает, отдавая свои запасы растению. Если же снежный покров был оптимальным (0.5—2 м для южных склонов), то некоторая часть листьев остается к весне, обуславливая раннее начало вегетации. Появлению генеративного побега предшествует разворачивание нескольких листьев. После этого появляется цветок и начинается цветение. На последних его подфазах (рис. 2) можно наблюдать заложение нового цветка будущей вегетации. Цветок терминальный, возникает на 3—4-летних побегах. Это способствует обильному ветвлению особей *Dryas punctata*. Обилие вегетативных побегов и общий энергичный рост сопряжены с быстрой дифференциацией цветка, который достигает через 15 дней после заложения полной сформированности. Таким образом, некоторая задержка в сроках цветения весной следующего года обусловлена лишь развитием нескольких листьев и ростом очень медкого, находящегося в эмбриональном (почечном) состоянии цветка. Вид относится к поздневесенним.

У корневищного многолетника *Acomastylis rossii*, особи-клоны которого достигает

(*Rhododendron kamtschaticum*, *Vaccinium uliginosum* и др.). Несмотря на обычно незащищенные, обдуваемые местообитания этих видов, развитие их несколько задерживается до прогрева поверхности почв, где располагается 90 и более процентов их живой массы.

Большое значение в данном аспекте приобретает та или иная специализация генеративного побега. Как отмечалось ранее (Серебряков, 1952), процент видов с вполне специализированными генеративными побегами возрастает по мере продвижения от умеренных в высокие широты. В Арктике число их достигает 100%. В изученном нами районе число видов розеточного и полурозеточного типа (среди травянистых) и видов с хорошо специализированным генеративным побегом (типа *Cassiope*) достигает 89%. Именно разделение функций побегов, как и появление других структурных особенностей, а не моноподиальность (Серебряков, 1952), облегчили приспособление к суровым условиям (раннее цветение). Среди симподиальных видов Чукотки есть много таких, которые зацветают раньше моноподиальных видов.

Из явлений, ускоряющих развитие растений, следует упомянуть об отмеченном ранее (Серебряков, 1952) флоральном опережении и апикальной инверсии. Первое, т. е. цветение до распускания листьев, свойственно многочисленным видам восточной Чукотки. Как пример назовем *Arctous alpina*, *Sieversia glacialis*, *Salix richardsonii*, *S. chamissonis*. У всех вечнозеленых видов цветение происходит до появления листьев данной вегетации (*Empetrum hermaphroditum*, *Cassiope tetragona*, *Phylodoce coerulescens*, *Ledum decumbens* и др.).

Апикальная инверсия, зацветание в первую очередь верхних (самых последних при формировании) цветков соцветия, встречается также довольно часто. Она свойственна почти всем видам *Pedicularis* (*P. willdenovii*, *P. oederi* и др.), некоторым видам *Salix*.

Как уже говорилось, несомненно важным свойством среди рассматриваемых является вечнозеленость или зимнезеленость. Вечнозеленость (жизнь листа до года и более) позволяет растениям иметь наготове листовой аппарат и ассимилировать при первой возможности (Сенянинова-Корчагина, 1954). Помимо этого, наличие значительного количества живых листьев создает определенный резерв пластических веществ. Последние могут быть использованы растением в зимнее время. Однако наиболее прогрессивным типом приспособления в данном направлении будет зимнезеленость, — именно такая, какую мы наблюдаем у некоторых видов *Dryas* (*D. punctata*, *D. octopetala*, *D. ajanensis* и др.). У приведенных видов под зиму остается значительное количество листьев, образовавшихся во вторую половину вегетации. При этом быстрая (и постепенная) смена листового аппарата у названных видов *Dryas* совмещена с быстрой сменой побегов: моноподиальное нарастание их (по крайней мере в генеративном возрасте) длится 2—3 года. Это и ряд других особенностей куропаточьей травы в большой степени благоприятствуют ее широкому распространению в районах Севера (включая и арктические тундры).

Наряду с этим существенное значение имеют и другие особенности северных растений. Среди них упомянем о возрасте. В литературе уже отмечалось (Тихомиров и Галазий, 1952), что в крайних условиях среды растительные организмы отличаются медленным ростом и долголетием. В этом, наряду с осуществлением принципа экономии пластических веществ, можно усматривать и одно из условий нормального проявления ритма развития. Длительное существование особи — это как бы «широкий фундамент», на котором, в зависимости от условий, могут «строиться» (проявляться) основные жизненные процессы, лимитирующиеся количественной и качественной сторонами факторов внешней среды (в первую очередь солнечной энергией). При этом не следует забывать, что период зимнего покоя в данных условиях занимает $\frac{3}{4}$ и более жизни растений. Сравнительно обильные запасы, отлагающиеся в их органах, в подавляющем количестве расходуются на поддержание жизни в период покоя. Климатические колебания на Севере гораздо больше влияют на ритм развития растений (в связи с крайне ограниченными пределами возможного для вегетации времени), чем это, к примеру, можно наблюдать в средней полосе. Происходит выпадение целого ряда фаз (цветения и следующих за ним). Восполнению их, а в конечном итоге образованию генеративных диаспоров благоприятствует значительное долголетие большинства северных растений.

В ряду особенностей растений севера первостепенное значение принадлежит физиологическим процессам. Изучение их позволит со временем дополнить наши наблюдения.

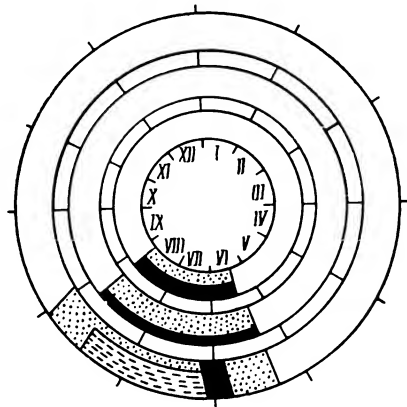


Рис. 3. Фенологическое развитие и внутрисезонное формирование органов у *Acomastylis rossi* (R. Br.) Greene. Последнее продолжается два года.

Обозначения те же, что на рис. 2.

Л и т е р а т у р а

Александрова В. Д. (1956). Растительность южного острова Новой Земли между 70°56' и 72°12' с. ш. В сб.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение, 2. — Александрова В. Д. (1960). Фенология и сезонные аспекты в подзоне арктических тундр. В кн.: Труды фенологического совещания. — Гаврилюк В. А. (1961а). Влияние снежного покрова и экспозиции склонов на ритм развития растений на востоке Чукотки. В сб.: Роль снежного покрова в природных процессах. К 60-летию со дня рождения Г. Д. Рихтера. — Гаврилюк В. А. (1961б). Формирование цветка у некоторых растений юго-востока Чукотки. ДАН СССР, 137, 2. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых пелозах. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. III (Геоботаника), 6. — Свешникова В. М. (1952). Корневые системы растений Памира. — Сенининова-Корчагина М. В. (1954). Некоторые данные о ритмах развития вечнозеленых полукустарничков. Уч. зап. ЛГУ, сер. геогр., 9. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Сочава В. Б. и Б. Н. Городков. (1956). Арктические пустыни и тундры. В сб.: Растительный покров СССР. (Пояснит. текст к геобот. карте). — Тихомиров Б. А. и Г. И. Галазий. (1952). Определение возраста сиверсии ледяной (*Sieversia glacialis* R. Br.) и некоторые вопросы продолжительности жизни растений. Бот. журн., 3. — Толмачев А. И. (1960). Роль миграций и автохтонного развития в формировании высокогорных флор земного шара. Пробл. бот., 5. — Цингер Н. В. (1958). Семя, его развитие и физиологические свойства. — Шамурин В. Ф. (1960). Сезонный ритм и экология цветения растений в районе бухты Тикси. В кн.: Труды фенологического совещания. — Bliss L. C. (1956). A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. Ecol. Monogr., 26, 4. — Kjellman F. R. (1885). Aus dem Leben der Polarpflanzen. Stud. u. Forsch. herausgeg. v. A. E. Nordenskiöld, Leipzig. — Sörensen Th. (1941). Temperature relations and phenology of the northeast Greenland flowering plants. Medd. om Grönl., 125.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 VII 1962).

Г. В. Полетаева, В. Н. Грешнова и О. Б. Наталья

МУЧНИСТАЯ РОСА НА ЗАРАЗИХЕ

В старых и новых монографиях, посвященных мучнисто-росяным грибам (Salmon, 1900; Ячевский, 1927; Головин, 1960; Васягина и др., 1961), нет указаний на поражение ими зарази.

В начале сентября 1961 г. в хозяйстве Астраханской опытной станции (с. Табала, Казымыкского района) Г. В. Полетаевой обнаружено сильное поражение мучнистой росой зарази египетской (*Orobanchae aegyptiaca* Pers.), находившейся в фазе цветения и созревания коробочек.

На пораженных растениях был налет грибки и плодоношений гриба, покрывавший стебли до цветков. Мучнистая роса находилась в конидиальной стадии; она образовала цепочки бесцветных, бочонкообразных одноклеточных спор (*Oidium* sp.). Обилие порошистого налета говорило о массовом спорообразовании гриба. Благодаря сильному развитию *Oidium* sp. растения имели белесо-кремовый оттенок и характерный грибоподобный запах.

Мучнистая роса была найдена на зарази, растущей, как показало исследование, непосредственно на корнях дыни. Само растение-хозяин — дыня среднеазиатского сорта 'Заамы' была в массе поражена мучнисто-росяным грибом *Sphaerotheca fuliginea* Poll. У этого гриба развились не только конидии, но и большое количество зрелых клейстокарпиев, благодаря чему точное определение его было вполне возможным. У дыни поражались листья, черешки и побеги на 100%, что вызвало ее угнетение и преждевременное отсыхание. Дыня возделывалась на лиманном участке, поливалась, была сильно загущена, что и создавало благоприятные условия для развития мучнистой росы. Зарази на участке было много, и вся она была поражена мучнистой росой, но сумчатой стадии на ней не было, что не позволило точно определить грибок. Судя по общему характеру поражения (бураватый конидиальный налет), мы считаем, что это был грибок *Sphaerotheca fuliginea* Poll., перешедший с дыни.

Наблюдавшееся нами поражение зарази мучнистой росой представляет значительный теоретический и практический интерес. Важен прежде всего факт обнаружения мучнистой росы на неотмеченном до настоящего времени растении. Кроме того, поражение зарази интересно с эволюционной точки зрения. Зарази стала объектом поражения, по-видимому, как паразитное растение, питающееся за счет растения-

хозяина, что, очевидно, обусловило близость биохимического состава тканей заразики и дыни. Это и привело к возможности поселения облигатного паразита — мучнисторосяного гриба *Oidium* sp. — на новом субстратном растении. При благоприятных условиях свойство гриба поражать заразику, очевидно, может, наследственно закрепиться, что привело бы к возникновению самостоятельного вида мучнистой росы на заразики.

В связи с приведенными материалами мы считаем целесообразным сообщить еще об интересном факте — нахождении на заразики обыкновенной *Orobanchе cumanana* L., растущей на корнях кукурузы, пузырчатой головки кукурузы *Ustilago zeae* (Bekm.) Ung.

В 1960 г. В. Н. Грешновой во время экскурсии со студентами в учебном хозяйстве № 2 Саратовского сельскохозяйственного института (Саратовский сельский район) был найден на кукурузе один стебель заразики с типичным поражением этой головней. Головневая опухоль располагалась на стебле заразики и находилась в стадии образования споровой массы.

Само поражение кукурузы заразигой — явление эволюционно новое, выявленное В. Н. Грешновой в Саратовской области и В. А. Лебедевой и А. В. Ершовой (1961) в Астраханской области, но не отмеченное еще в списках А. А. Ячевского (1929) и в монографии по болезням кукурузы Ф. Е. Немлиенко (1957).

Нахождение пузырчатой головки кукурузы на заразики — пока феномен, но очень возможно, что в процессе эволюции гриба *Ustilago zeae* Ung. у него формируется свойство поражать и заразику, паразитирующую на кукурузе.

Л и т е р а т у р а

В а с я г и н а М. П. и др. (1961). Флора споровых растений Казахстана III. Мучнисто-росяные грибы. — Г о л о в и н П. Н. (1960). Мучнисто-росяные грибы, паразитирующие на культурных и полезных растениях. — Л е б е д е в а В. А. и А. В. Е р ш о в а. (1961). Некоторые опыты с заразигой. Защита раст., 6. — Н е м л и е н к о Ф. Е. (1957). Болезни кукурузы. — С и м о н я н С. А. (1959). Мучнисто-росяные грибы Армянской ССР, ч. I. Тр. Бот. инст. АН Арм. ССР, XII. — Я ч е в с к и й А. А. (1927). Карманный определитель грибов, 2. Мучнисто-росяные грибы. — Я ч е в с к и й А. А. (1929). Справочник фитопатологических наблюдений. — S a l m o n E. S. (1900). A monograph of the *Erysiphaceae*. Mem. Torrey Bot. Club, IX.

Саратовский
сельскохозяйственный институт.

(Получено 24 III 1962).

Е. П. Матвеева и Л. А. Знаменская

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ПРИМОРСКИХ ЛУГОВ

Знакомясь с приморскими лугами Прибалтики, мы с удивлением наблюдали жадное поедание крупным рогатым скотом некоторых малоизученных и по внешним признакам непривлекательных растений.

Это побудило нас собрать их для химического анализа.

В таблице показано, что в фазе цветения *Eleocharis uniglumis*, *Festuca arenaria*, *Honkenia peploides* и *Triglochin maritimum*, содержали: протеина от 8.94% (*Festuca*) до 25.81% (*Triglochin*); белка соответственно от 6.31 до 13.12%, клетчатки от 18.07 (у *Triglochin*) до 40.53% (*Festuca*). Самые низкие показатели кормовой ценности оказались у *Festuca arenaria* из-за очень высокого содержания клетчатки, что ставит ее в разряд мало питательных, грубых растений. В литературе данных химических анализов этого растения нет, хотя по нашим наблюдениям и сообщению И. В. Ларина и др. (1950) оно хорошо поедается на пастбище.

Наиболее высокие кормовые достоинства обнаружили *Triglochin maritimum* и *Honkenia peploides*, немного уступал им *Eleocharis uniglumis*; в фазу цветения они имели питательную ценность, близкую к бобовым или даже более высокую. Для *Eleocharis* и *Honkenia* опубликованных данных не имеется.

В соответствии с богатством белковыми соединениями все четыре названные выше растения содержат много фосфора. Кальция особенно много оказалось в *Honkenia peploides*.

Большой интерес представляет содержание в этих растениях кобальта; количество кобальта у первых трех видов превышает максимальное содержание его в бобовых, а в последнем виде — такое же, как у бобовых. У всех проанализированных растений количество кобальта больше критического минимума в 10 и более раз (Берзинь, 1952а, 1952б; Пейве, 1954).

Данные биохимического анализа некоторых растений приморских лугов в фазе цветения

Вид	Гигроскопическая вода	содержание в % от абсолютно сухого вещества								
		Зола	Протеин	Белок	Жир	Клетчатка	Безазотистые экстрактивные вещества	Фосфор	Кальций	Кобальт в мг/кг
<i>Eleocharis uniglumis</i>	12.7	7.96	17.94	11.90	—	27.70	—	0.34	0.16	0.8
<i>Festuca arenaria</i>	9.60	14.62	8.94	6.31	—	40.53	—	0.29	0.20	0.9
<i>Honkenia peploides</i>	11.87	14.97	20.19	10.73	—	19.80	—	0.49	0.76	1.00
<i>Triglochin maritimum</i>	13.59	14.64	25.81	13.12	—	18.07	—	0.40	0.20	0.50

Приведенные материалы еще раз подтверждают имеющиеся данные (Матвеева и Знаменская, 1960а, 1960б) о большой кормовой и лечебно-профилактической ценности многих дикорастущих растений сенокосов и пастбищ, особенно группы разнотравья.

Л и т е р а т у р а

Берзинь Я. М. (1952а). Значение солей кобальта и меди в кормлении сельскохозяйственных животных. — Берзинь Я. М. (1952б). Значение микроэлементов в кормлении сельскохозяйственных животных. Сб. трудов Инст. зоотехники и зоогиг. АН Латвийской ССР. — Ларин И. В. и др. (1950—1956). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, I (1950), II (1951), III (1956). — Матвеева Е. П. и Л. А. Знаменская. (1960а). Химический состав и кормовая характеристика растений, преобладающих на сенокосах и пастбищах Ленинградской области. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 12. — Матвеева Е. П. и Л. А. Знаменская. (1960б). Содержание кобальта в дикорастущих луговых растениях. Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 12. — Пейве Я. В. (1954). Микроэлементы в сельском хозяйстве нечерноземной полосы СССР.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 IV 1962).

П. А. Обух

ОЧЕРК ФЛОРЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ Р. ПРУТ

Флора водорослей р. Прут до настоящего времени фактически не изучена. Некоторые отрывочные сведения в литературе имеются (Хмелевский, 1885; Wołoszynska. 1910, 1911; Taglavschi, 1930—1931), но многие из них устарели. Недостаточное изучение р. Прут исторически было обусловлено тем, что она много раз переходила из владения одного государства к другому, а в последнее время — ее пограничным положением.

Исследование флоры водорослей р. Прут помимо того, что оно пополнит сведения по флоре и географии водорослей нашей страны, представляет интерес еще и потому, что тут можно ожидать захождения на территорию СССР западноевропейских и балканских элементов флоры; здесь можно собрать материал, который поможет разрешить некоторые вопросы флорогенеза речных альгофлор, в частности альгофлоры Прута.

В основу данной работы положены результаты обработки более 120 проб фитобентоса, обрастаний и фитопланктона, собранных автором в течение 1959—1961 гг. Частично материал просматривался в живом виде в полевых условиях. Камеральная обработка проводилась на Кафедре ботаники Кишиневского университета под руководством проф. [В. Н. Андреева]. В определении диатомовых водорослей автору оказали большую помощь В. С. Шенукова-Порецкая, О. С. Короткевич и Н. П. Козлова. Всем этим лицам автор выражает свою искреннюю признательность.

В результате микроскопического изучения собранного материала для флоры водорослей Прута выявлено 377 таксонов: синезеленых водорослей 74, золотистых

6, диатомовых 162, желтозеленых 6, пиропитовых 3, эвгленовых 13, вольвоксовых 4, протококковых 49, улотриковых 11, эдогониевых 2, сифонокладиевых 4, сифоновых 1, саккодермных 11, плакодермных 29 и красных 2.

Река Прут берет начало на северо-восточном склоне Черногорского хребта Украинских Карпат, у вершины Говерла (2058 м). Длина Прута около 950 км, площадь водного бассейна около 28400 км² (Понько и Рубан, 1960). Направление реки сходно с направлением Карпатской дуги и параллельно направлению рр. Сирета и Днестра. От истоков до г. Делятино Прут течет на северо-восток, ниже постепенно поворачивая на восток и юго-восток. От г. Леова река течет в меридиональном направлении. Русло р. Прут очень извилистое, коэффициент извилистости в среднем равен 2.2 (Понько и Рубан, 1960). Бассейн Прута состоит в основном из меловых, третичных (особенно миоценовых) и четвертичных отложений (Быховер и др., 1946).

В связи с естественно-географическими и историко-геологическими условиями в бассейне р. Прут можно наметить четыре участка, которые отличаются по своим природным особенностям: горный, предгорный, равнинный и устьевой. Такое районирование обосновано геологически (Onicescu, 1959), гидрографически (Ujvári, 1959) и по фауне рыб (Попа, 1961). В. Л. Гримальский (1960) дает краткую гидробиологическую характеристику Прута, выделяя три участка: верхний, средний и нижний. Но Прут имеет выраженный горный режим, по крайней мере в верховьях, и поэтому есть основание возражать против деления его на участки, характерные для равнинных и степных рек.

Горный участок от истоков и примерно до г. Снятина характеризуется быстрым течением (2—4 м/сек.), уклонами местности (3—8 м/км) и незначительными глубинами (до 0.5 м). Русло каменистое или крупногалечное.

В пределах этого участка найдено 102 таксона водорослей, из которых: диатомовых 68, зеленых 14, синезеленых 11, золотистых 4, желтозеленых 2, эвгленовых 2 и красных 1. Из редких и мало известных отметим *Chytridiocloris scherffeltii* (Pasch.) Ettl. Характерными для этого участка являются некоторые горные и холодолюбивые виды. Из таких чаще встречаются: *Ceratoneis arcus* var. *amphioxys* (Rabenh.) Brun, *Cymbella aequalis* W. Sm., *Eucocconeis flexella* Kütz. var. *flexella*, *Lenanea mamillata* Kütz., *Oscillatoria bornetii* (Zukal.) Forti f. *bornetii*, *Chromulina rosanoffii* Bütschli.

В русле горного Прута фитопланктон состоит из обрывков кладофор, спирогир, бентических диатомей и спесенных с различных субстратов синезеленых водорослей. Типичных планктонов в пределах данного участка найдено очень мало, что подтверждает предыдущие наши высказывания по этому вопросу (Обух, 1960). В затишьях Прута около г. Коломыя в планктоне летом вегетируют в большом количестве: *Cymbella aequalis*, *Chromulina freiburgensis* Defl., *Dinobryon sertularia* Ehr. var. *sertularia*, *Mallomonas* sp. Реже встречаются: *Romeria gracilis* Koczw., *Tabellaria binalis* (Ehr.) Grun., *Fragilaria construens* var. *subsalina* Hust., *Lepocinclis ovum* (Ehr.) Mink. var. *ovum*, *Ankistrodesmus arcuatus* Korsch. В быстром русловом течении, кроме редкого нахождения вышеуказанных планктонов, встречаются единичные экземпляры осцилляториевых и бентических диатомовых водорослей. В общем быстрое течение и большая мутность отрицательно влияют на развитие планктона горного Прута.

Фитобентос горного участка развит слабо по тем же причинам. Редко встречаются массовые скопления *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. var. *glomerata*, длинные тяжи которой прикрепляются к разным предметам (камни, коряги). Нередко *Diatoma hiemale* (Lyngb.) Heib. var. *hiemale* образует заметные простым глазом коричневатые слизистые налеты на камнях на дне реки. В местах с замедленным течением и илистым дном бентос очень богат и представлен следующими массовыми формами: *Oscillatoria bornetii* f. *bornetii*, *O. limosa* Ag. f. *limosa*, *O. mougeotii* Kütz. f. *mougeotii*, *Spirulina major* Kütz., *Phormidium bijugatum* Kongiss., *Ph. tenue* (Menegh.) Gom., *Melosira varians* Ag. var. *variens*, *Synedra ulna* var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun., *Cocconeis placentula* Ehr. var. *placentula*, *C. placentula* var. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl., *Eucocconeis flexella* var. *flexella*, *Diploneis smithii* var. *pumila* (Grun.) Hust., *Navicula bacillum* Ehr. var. *bacillum*, *N. hungarica* var. *capitata* Cl., *N. peregrinoides* Muzaf., *Cymbella lanceolata* var. *notata* Wisl. et Poretz., *Gomphonema olivaceum* var. *calcareum* Cl., *Suriella ovata* Kütz. var. *ovata* и *Tribonema monochloron* Pasch.

Изучение обростаний, главным образом на кладофоровых, дало интересные сведения о зависимости состава эпифитов от условий среды. В тихих заводях и старицах нити кладофоры бывали сплошь покрытыми навикулоидными диатомеями — *Gomphonema olivaceum* (Lyngb.) Kütz. var. *olivaceum*, *Diploneis smithii* var. *pumila*, *Cymbella affinis* Kütz., *C. aequalis*, *C. cistula* (Hemp.) Grun., *C. aspera* (Ehr.) Cl. и прикрепленными протококковыми водорослями — *Characium obtusum* A. Br., *Characiorchis obtusa* Korsch. В местах с быстрым течением среди обростаний на кладофоровых преобладают: *Xenococcus minimus* Geitl., *Aphanochaete hystrix* Rabenh., *Achnanthes exigua* var. *capitata* Hust., *A. microcephala* (Kütz.) Grun., *Cocconeis placentula* var. *placentula* и др.

Явление неоднородности состава эпифитов в зависимости от условий обитания неоднократно наблюдалось и в других участках р. Прут.

Предгорный участок от г. Снятина до с. Костешты характеризуется следующими особенностями. Скорость течения 0.9—2 м/сек., уклоны местности 1—4 м/км. Русло галечное, реже песчаное, в нескольких местах ракушечное и илистое. Река очень из-

виллиста, преобладают глубины до 1 м, реже встречаются более глубокие места. Из немногих притоков, которые имеются на этом участке, большинство частично или полностью летом пересыхает. Вдоль нижнего течения предгорного Прута расположены гольцовые гряды, заметно влияющие на орографию и гидрохимию, а следовательно и на альгофлору этой части реки. С геологической точки зрения данный район интересен тем, что тут проходила граница верхнесарматского моря. Это наложило свой отпечаток на конфигурацию бассейна Прута, значительно отличающуюся от таковой Днестра (Друмя и др., 1959).

Наблюдения, проведенные с целью выяснения роли притоков в обогащении альгофлоры Прута, показали, что тут имеет место явление несмещения флор, описанное для других районов СССР (Порецкий, 1926; Верещагин, 1947; Воронихин, 1953). Анализы проб, взятых в притоках выше впадения в Прут, проб, взятых в месте впадения и на 2—3 км ниже в русле реки, показали, что воды притоков вносят в русловое течение много водорослей, которые, однако, на первых же километрах исчезают почти полностью. В притоках минерализация и содержание биогенных веществ выше, чем в Пруте (Грималский, Фридман, 1955), что говорит о значительном органическом загрязнении их вод. Подтверждает это и состав альгофлоры, например в бентосе р. Чугур в июне 1961 г. преобладали: *Euglena oxyuris* Schmarda var. *oxyuris*, *E. acus* Ehr. var. *acus*, *E. sanguinea* Ehr., *E. viridis* Ehr. var. *viridis*, *Phacus caudatus* Hübn. var. *caudatus*, *Trachelomonas incerta* Lemm. var. *incerta*, *Oscillatoria limosa* f. *limosa*, *O. tenuis* Ag. f. *tenuis* и др. Многие из этих видов доминируют и в планктоне Чугура. В пробах планктона из устья Чугура эти виды еще встречаются, а в Пруте уже на третьем километре они не обнаруживаются. Это представители поли- и мезосапробные, и поэтому они не могут обитать в олигосапробной или слабо мезосапробной воде Прута.

Фитобентос предгорного участка развит слабо. В местах с быстрым течением встречаются «космы» *Cladophora glomerata* var. *glomerata*. Среди эпифитов на ней преобладают: *Diatoma hiemale* var. *hiemale*, *Cocconeis placentula* var. *placentula*, *C. placentula* var. *euglypta* (Ehr.) Cl., *Cymbella naviculiformis* Auersw., *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz. var. *arcus*, *Achnanthes delicatula* (Kütz.) Grun. var. *delicatula* и др. На дне затихший в массе вегетируют: *Oscillatoria terebriformis* f. *pseudogrunoviana* Elenk. et Kosinsinsk., *O. simplicissima* Gom., *Caloneis amphibaena* (Bory) Cl. var. *amphibaena*, *Pseudonabaena caterata* Lauterb., *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm. var. *palea*, *N. sublinearis* Hust., *N. tryblionella* var. *levidensis* (W. Sm.) Grun., *Navicula salinarum* Grun. var. *salinarum*, *Cymbella ventricosa* Kütz. var. *ventricosa*, *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh. var. *acuminatum*, *Surirella elegans* Ehr. var. *elegans*, *S. robusta* var. *splendida* Ehr., *Ulothrix tenerima* Kütz., *U. zonata* Kütz. var. *zonata* и др. Многие из вышеприведенных видов встречаются и в планктоне. Но в предгорном участке Прута встречаются и эупланктонные водоросли. В пробах летнего планктона с оценкой «часто» отмечены: *Melosira varians* var. *variens*, *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz. var. *comta*, *C. meneghiniana* Kütz. var. *meneghiniana*, *Synedra acus* Kütz. var. *acus*, *S. amphicephala* var. *austriaca* Grun., *Nitzschia closterium* (Ehr.) W. Sm., *Peridinium* sp., *Coelastrum microporum* Näg., *Scenedesmus quadricauda* var. *armatus* (Chod.) Deduss. и др.

В весеннем планктоне Прута около г. Черновцы часто встречались: *Gomphonema tergestinum* (Grun.) Fricke, *Fragilaria capucina* Desm. var. *capucina*, *Diatoma elongatum* (Lyngh.) Ag. var. *elongatum*, *D. hiemale* var. *hiemale*, *Nitzschia closterium*, *N. acuta* Hantzsch, *Cyclotella comta* var. *comta*. Редко или единично отмечены *Surirella* sp., *Cymbella* sp., *Navicula cryptocephala* Kütz. var. *cryptocephala*. Всего в планктоне предгорного участка отмечено 26 таксонов водорослей, причем среди них имеются и типичные планктеры.

Равнинный участок от с. Костешты и до г. Леово характеризуется расширяющейся поймой до 6—8 км, скоростью течения 0.6—1 м/сек. Реже скорость достигает 1.5 м/сек. Берега сложены из мягких глинистых пород, отчего русло меандрирует и образует много стариц, называемых «прутецы». Уклоны местности 0.7—1 м/км, реке до 2 м/км. Глубины 0.5—2 м, дно песчаное или илистое и очень редко ракушечное.

Из 138 таксонов водорослей, найденных на этом участке, на долю диатомовых приходится 81, зеленых 27 и синезеленых 25. Менее обильно представлены эвгленовые (3 вида), желтозеленые (1 вид) и пирофитовые (1 форма). Фитопланктон равнинного участка представлен смесью эупланктонных (*Tetrarcus ilsteri* Skuja, *Cyclotella comta* var. *comta*, *C. meneghiniana* var. *meneghiniana*, *Bacillaria paradoxa* Gmel., *Nitzschia closterium*, *Tetraedriella* sp., *Peridinium bipes* var. *tabulata* [Ehr.] Lef., *Botryococcus braunii* Kütz., *Crucigenia tetrapedia* [Kirchn.] W. et G. West, *Pediastrum duplex* var. *cornutum* Rabib., *Scenedesmus acuminatus* [Lagerh.] Chod. var. *acuminatus*) и большого количества бентических форм. Из последних чаще встречаются: *Oscillatoria brevis* f. *variabilis* (Wille) Elenk., *Navicula cuspidata* Kütz. var. *cuspidata*, *N. viridula* Kütz. var. *viridula*, *Gyrosigma scalproides* (Rabenh.) Cl. var. *scalproides*, *Cymbella tumida* (Bréb.) V. H. var. *tumida*, *C. ventricosa* var. *ventricosa* и др.

Фитобентос равнинного участка богат диатомеями и синезелеными водорослями. Чаще встречаются: *Stauroneis phoenicentron* Ehr. var. *phoenicentron*, *Navicula cryptocephala* var. *veneta* Kütz., *N. peregrina* (Ehr.) Kütz. var. *peregrina*, *N. peregrinoides*, *N. tuscula* (Ehr.) Grun. var. *tuscula*, *N. pygmaea* Kütz., *Pleurosigma angulatum* var.

strigosum (W. Sm.) Cl., *Epithemia zebra* (Ehr.) Kütz. var. *zebra*, *Rhopalodia gibberula* (Ehr.) O. Müll. var. *gibberula*, *R. gibba* (Ehr.) O. Müll. var. *gibba*, *Nitzschia apiculata* (Greg.) Grun., *N. amphibia* Grun. var. *amphibia*, *Stygoecolium tenue* Kütz. var. *tenue*, *Oscillatoria chalybea* (Mert.) Gom. f. *chalybea*, *Phormidium ambiguum* Gom. f. *ambiguum*, *Lungbya kützingeri* f. *typica* (Kütz.) Elenk. Всего в бентосе равнинного участка Прута найдено около 70 таксонов водорослей, в планктоне — около 40. Можно сказать, что на протяжении равнинного участка формируется типичный фитопланктон.

Устьевый участок от г. Леово и до впадения в Дунай отличается от остальных участков наличием в его системе больших плавневых озер, в той или иной степени связанных с Прутом. Скорость течения на этом участке 0.2—0.6 м/сек.; грунты песчаные или илистые, берега непрочные, отчего русло сильно меандрирует. Глубины распределяются явно неравномерно: большие глубины (до 6 м) расположены у поворотов, откуда они постепенно убывают и до следующего поворота часто сходят на нет. У следующего поворота глубина опять резко возрастает. Этот участок богат затихьями и заводями, прозрачность воды в межень более 30 см по диску Секки. Всего на этом участке выявлено 210 таксонов водорослей (синезеленых 46, золотистых 2, диатомовых 74, зеленых 72, желтозеленых 3, эвгленовых 12, пирифитовых 1). Наличие большого количества синезеленых и эвгленовых связано с тем, что в некоторых местах на берегу Прута расположены колхозные фермы, от которых стекают загрязненные органическими веществами воды.

Альгофлора устьевого участка Прута богата и планктонными и бентическими формами. В летнем планктоне чаще встречаются: *Synechococcus aeruginosus* Näg., *Merismopedia elegans* A. Br. f. *elegans*, *M. glauca* (Ehr.) Näg. f. *glauca*, *M. glauca* f. *insignis* (Schkorb.) Geitl., *Coelosphaerium pusillum* van Goor, *Melosira varians* var. *variens*, *Synedra tabulata* (Ag.) Kütz. var. *tabulata*, *Nitzschia longissima* var. *reversa* W. Sm., *Chlamydomonas* sp. sp.

Осенью 1961 г. в планктоне Прута ниже г. Леово преобладали протококковые, многие из них достигали обильного развития. К таким формам относятся: *Ankistrodesmus arcuatus* Korsch., *A. minutissimus* Korsch., *Crucigenia rectangularis* (A. Br.) Gay, *Golenkiniopsis longispina* Korsch., *Lagerheimia longiseta* (Lemm.) Printz, *Oocystis börgii* Snow, *Pediastrum tetras* var. *tetraodon* (Corda) Rabenh., *Treubaria triappendiculata* Bern., *Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hansg., *T. minutissimum* Korsch., *T. triangulare* Korsch. Реже встречаются, но почти во всех пробах планктона из устьевого участка, следующие таксоны водорослей: *Gomphosphaeria aponina* Kütz. f. *aponina*, *G. lacustris* Chod. f. *lacustris*, *G. lacustris* f. *compacta* (Lemm.) Elenk., *Oscillatoria planctonica* Wołosz., *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. var. *ulna*, *S. ulna* var. *spatulifera* Grun., *Achnanthes lanceolata* (Bréb.) Grun. var. *lanceolata*, *Trachelomonas armata* (Ehr.) Stein var. *armata*, *T. hispida* (Perty) Stein em. Defl. var. *hispida*, *Amphora ovalis* Kütz. var. *ovalis* и др. Из единично встреченных форм нужно отметить *Cylindrotheca gracilis* (Bréb.) Grun.

Фитобентос устьевого участка Прута богат диатомеями и зелеными нитчатыми водорослями. В затихьях в массе вегетируют синезеленые водоросли, нередко всплывающие на поверхности воды крупными куртинками, в которых в массе встречаются: *Oscillatoria limosa* f. *limosa*, *O. princeps* Vauch., *Spirulina major* Kütz., *Surirella ovalis* Bréb., *S. helvetica* Brun, *Navicula pygmaea*, *Tribonema vulgare* Pasch. и др. Обильно развивается фитобентос в местах, где река расширяется и течет медленнее. Так, в пробах, взятых в Пруте около с. Ваду-луй-Исак, где ширина более 80 м, одних диатомовых найдено свыше 50 таксонов, из которых преобладали: *Gomphonema parvulum* (Kütz.) Grun. var. *parvulum*, *Nitzschia linearis* W. Sm. var. *linearis* и *Navicula pygmaea*. К ним примешивались: десмидиевые — *Cosmarium laeve* Rabenh., *Staurastrum subcruciatum* Cooke et Wille, *Hyalothea dissiliens* (W. Sm.) Bréb. var. *dissiliens*, *Closterium* sp. sp.; протококковые — *Ankistrodesmus acicularis* Korsch., *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. и др.; синезеленые — *Anabaena augstumalis* f. *marchica* (Lemm.) Elenk., *Nodularia harveyana* (Thwait.) Thur. f. *harveyana*, *Oscillatoria geminata* (Menegh.) Gom. f. *geminata* и др.

Полученные данные показывают, что в устьевом участке фитопланктон представлен в основном зупланктонами, и роль бентических форм в нем не так велика, как в горном и предгорном участках Прута. Ведущую роль в планктоне всех участков играют диатомовые, протококковые частично и некоторые синезеленые. По мере удаления от истоков в фитопланктоне увеличивается число зупланктонных водорослей.

Фитобентос распределяется крайне неравномерно, в зависимости от скорости течения и характера дна. В местах с быстрым течением он беден и состоит из крупных нитчаток, в затихьях в массе вегетируют микроскопические водоросли. Состав эпифитов в затихьях и быстрынах также различен. В затихьях эпифитируют синезеленые, протококковые и диатомовые, в местах с быстрым течением преобладают специализированные эпифитные одношпоровые и каналовые диатомовые и синезеленые водоросли.

Л и т е р а т у р а

Быховер Н. А., А. Г. Вологдин, А. К. Матвеев, П. М. Таринюв. (1946). Геология и полезные ископаемые северной Буковины и Бессарабии. — Верещагин Г. (1947). Байка — Воронихин Н. Н. (1953)

Растительный мир континентальных водоемов. — Г р и м а л ь с к и й В. Л. (1960). Биология р. Прут и перспективы ее рыбохозяйственного использования. Матер. Респ. научн.-техн. совещ. по вопр. рыбн. хоз. МССР. — Г р и м а л ь с к и й В. Л., А. Х. Ф р и д м а н. (1955). Материалы по гидрохимии водоемов Молдавии. Тр. Кишиневск. СХИ 5. — Д р у м я А. В., П. К. И в а н ч у к, В. И. К а н и к о в с к и й, К. Н. Н е г о д а е в - Н и к о н о в. (1959). Тектоническое районирование МССР и юго-западной части Одесской области. Изв. Молдавск. ФАН СССР, 12 (66). — О б у х П. А. (1960). О фитопланктоне р. Прут. Тез. докл. Втор. конф. молод. учен. Молдавии. — П о н ь к о К. В., Г. Ф. Р у б а н. (1960). К вопросу комплексного использования природных ресурсов бассейна р. Прут. — П о п а Л. Л. (1961). Ихтиофауна р. Прут. Уч. зап. Тираспольск. пед. инст., 12. — П о р е ц к и й В. С. (1926). Некоторые наблюдения над жизнью пруда в парке Главного ботанического сада в связи с наводнением 23 сентября 1924 г. Русск. гидробиол. журн., 5. — Х м е л е в с к и й В. Ф. (1885). Материалы для флоры Бессарабской губернии. Зап. Новороссийск. общ. естествоиспыт. 10(2). — О п е с ц у Н. (1959). Geologia Republicii Populare Romine. — T a g n a v s c h i I. T. (1930—1931). Contribuții la cunoașterea algelor din Bucovina. Bull. fac. St. Cernăuți, I (1930), 4, fasc. 2; II (1931), 5, fasc. 1. — U j v ä r i I. (1959). Hidrografia RPR. — W o ł o s z y ŋ s k a J. (1910). Algenleben im oberen Prut. Bull. Intern. de l'Acad. Polon. Sci. et Lettr., 5. — W o ł o s z y ŋ s k a I. (1911). Życie glonów w górnym biegu Pruta. Spraw. Kom. Fizjogr. Akad. Um. w. Krakowie, 45.

Кишиневский государственный
университет.

(Получено 10 III 1962).

Н. Н. Алфимов

МАТЕРИАЛЫ К БИОХИМИИ НЕКОТОРЫХ МАКРОФИТОВ ЧЕРНОГО МОРЯ

Морские водоросли, как известно, являются не только весьма ценным сырьем для различных отраслей промышленности, но применяются также в сельском хозяйстве как корм животных и для удобрения полей.

Е. С. Зинова (1935) еще 25 лет назад указывала, что многие макрофиты Черного моря могут быть использованы для изготовления бумаги, клея, в качестве удобрений и корма сельскохозяйственных животных; из водорослей, произрастающих на Черном море, можно получать иод, бром, ацетон, этиловый спирт, агар-агар.

В настоящее время промышленное применение получила *Phyllophora nervosa*, которая служит сырьем для изготовления агаронда. Болгарскими исследователями (Далев и пр., 1956, 1957) было установлено, что *Cystoseira barbata* представляет интерес как сырье для получения алгиновой кислоты и маништа.

Совершенно очевидно, что для успешного освоения водорослевых сырьевых ресурсов необходимы сведения о химическом составе водорослей. Изучение химического состава водорослей имеет не только практическое, но и теоретическое значение; как показали наблюдения (Augier, 1954; Fogg et Collyer, 1954), оно может быть необходимо при исследованиях водорослей в систематическом отношении.

Несмотря на то, что изучение водорослей-макрофитов на Черном море было начато более 50 лет назад (Воронихин, 1908а, 1908б, 1909) и накоплен опыт по их использованию в качестве сырья для промышленности, в литературе имеется немного сведений об их химическом составе.

Химический состав *Cystoseira barbata* изучался В. Шкателовым (1917), П. Д. Желлиевой (1952), Д. Далевым с сотрудниками (1956, 1957), Н. Н. Алфимовым (1960); *Phyllophora nervosa* исследовалась Н. Д. Аверкиевым (1917, 1930) и А. Коренцит (1937). Сведения о химическом составе таких, широко распространенных в Черном море водорослей-макрофитов, как *Enteromorpha intestinalis*, *Cladophora utriculosa*, *Padina pavonia*, *Ectocarpus confervoides*, *Laurencia pinnatifida*, *Gelidium latifolium* и *Nemalion lumbrium*, мы смогли найти только в работе П. Д. Желлиевой (1952). Ни в последних сводках А. П. Виноградова (1953) и Чепмена (1953), ни в другой доступной нам литературе не удалось найти сведений о химическом составе таких водорослей, добытых непосредственно из Черного моря, как *Callithamnion corymbosum*, *Grateloupia dichotoma*, *Gelidium crinale* и *Ulva lactuca*. Это обстоятельство побудило нас провести исследование химического состава некоторых макрофитов Черного моря.

Образцы для исследования были отобраны на юго-западном побережье Крымского полуострова в июле 1957 г. Собранные водоросли высушивались до воздушно-сухого состояния и в таком виде исследовались в лаборатории.

Были собраны следующие виды водорослей: *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link, *Ulva lactuca* L., *Cystoseira barbata* (Good. et Wood) Ag., *Padina pavonia* (L.) Lamour., *Gelidium crinale* (Turn.) J. G. Ag., *Phyllophora nervosa* (D. C.) Grév., *Grateloupia dichotoma* J. Ag., *Callithamnion corymbosum* (Engl. Bot.) Ag.

Определение собранных образцов макрофитов до вида производилось в Отделе споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР при консультации А. Д. Зиновой-Александровой, которой я выражаю глубокую благодарность за большую помощь в работе.

В собранных образцах водорослей определялось содержание белков, углеводов, жиров, витаминов В₁, В₂ и РР, а также золы. В золе исследовалось содержание кальция, фосфора, железа и мышьяка.

Углеводы определялись по Шурля-Регенбогену (см. Игнатов, 1938 : 435—437), белки — по Кьельдаю (см. Александров, 1955 : 256—257), жиры по Сокслету (см. Александров : 257—258).

Тиамин (витамин В₁) определялся путем экстрагирования его 2%-й трихлоруксусной кислотой. Извлеченный тиамин с помощью красной кровяной соли переводился в тиохром, который затем извлекался изоамиловым спиртом. Полученный экстракт тиохрома просматривался в ультрафиолетовых лучах, и путем сравнения его флюоресценции со стандартным раствором витамина В₁ определялось количество тиамина (см. Калмыков и др., 1952 : 321—326).

Определение содержания никотиновой кислоты (витамина РР) производилось цианбромидным методом (см. Калмыков и др., 1952 : 329—330).

Для определения количества свободного рибофлавина (витамина В₂) навеска вещества обрабатывалась в кислой среде этиловым спиртом и выдерживалась в термостате при температуре 37° в течение 24 часов. Этим достигалось извлечение витамина из вещества. Извлеченный витамин путем облучения инфракрасными лучами превращался в люминофлавин, который затем извлекался хлороформом. Полученный хлороформенный экстракт облучался ультрафиолетовыми лучами, и сравнением интенсивности его флюоресценции со стандартными растворами витамина В₂ определялось количество рибофлавина (Дробинцева и О. А. Горячева, 1951 : 6).

Золу определяли путем сжигания 5 г исследуемого вещества. Содержание железа в золе определялось колориметрическим методом при помощи роданистого аммония (Игнатов, 1938 : 166—167), мышьяка — путем восстановления его до мышьяковистого водорода (Архангелов, 1950 : 53). Определение кальция и фосфора производилось по методам, принятым при биохимическом исследовании растений (Ермаков и др., 1952 : 475—476 и 486).

Результаты наших исследований приводятся в табл. 1, 2 и 3.

ТАБЛИЦА 1

Содержание белков, жиров, углеводов и золы в некоторых макрофитах Черного моря

Виды	Содержание (в г) в 100 г абсолютно-сухого вещества			
	белков	жиров	углеводов	золы
<i>Chlorophyta</i>				
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	22.71	1.21	14.25	34.52
<i>Ulva lactuca</i>	8.83	1.05	26.33	25.65
<i>Phaeophyta</i>				
<i>Cystoseira barbata</i>	9.76	1.10	9.34	24.41
<i>Padina pavonia</i>	9.83	0.84	6.78	38.63
<i>Rhodophyta</i>				
<i>Callithamnion corymbosum</i>	29.71	1.03	13.61	36.93
<i>Grateloupia dichotoma</i>	26.23	1.01	14.15	19.46
<i>Gelidium crinale</i>	22.42	0.92	33.25	20.83
<i>Phylophora nervosa</i>	17.96	0.87	17.91	27.42

Как видно из приведенных в табл. 1 данных, по содержанию жиров различные виды водорослей незначительно отличались друг от друга: количество жиров колебалось в пределах 0.84—1.21 г в 100 г абсолютно-сухого вещества. Основное различие в химическом составе имело место по содержанию белков и углеводов, количество которых в видах красных водорослей было, примерно, в 2—3 раза больше, чем в таких, широко распространенных видах бурых водорослей, как *Cystoseira barbata* и *Padina pavonia*. Значительные различия в содержании белков и углеводов наблюдались не только между разными типами водорослей, но и среди видов одного типа. Как видно из табл. 1, *Enteromorpha intestinalis* и *Ulva lactuca*, при почти одинаковом содержании

жиров, имели обратные соотношения белков и углеводов: энтероморфа содержала больше белков, тогда как ульва — углеводов.

Все виды водорослей имели значительную зольность: количество золы колебалось в пределах 19.46—38.63 г в 100 г абсолютно-сухого вещества.

В золе водорослей определялись кальций, фосфор, железо и мышьяк. Результаты этих определений приводятся в табл. 2.

Из приведенных в табл. 2 данных можно видеть, что если количество фосфора во всех исследованных видах водорослей было, примерно, одинаковым и колебалось в пре-

ТАБЛИЦА 2

Содержание кальция, фосфора, железа и мышьяка в некоторых макрофитах Черного моря

Виды	Содержание (в мг) в 100 г абсолютно-сухого вещества			
	кальция	фосфора	железа	мышьяка
<i>Chlorophyta</i>				
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	4304.42	472.25	84.29	Не обнаружено
<i>Ulva lactuca</i>	1746.50	319.78	16.42	0.11
<i>Phaeophyta</i>				
<i>Cystoseira barbata</i>	1893.78	322.96	33.51	0.56
<i>Padina pavonia</i>	11194.61	392.62	57.60	0.11
<i>Rhodophyta</i>				
<i>Callithamnion corymbosum</i>	714.84	430.09	23.87	0.28
<i>Grateloupia dichotoma</i>	621.35	456.96	24.42	Не обнаружено
<i>Gelidium crinale</i>	1401.15	434.59	28.60	Не обнаружено
<i>Phylophora nervosa</i>	5848.17	408.76	59.03	0.05

делах 319—472 мг в 100 г абсолютно-сухого вещества, то в содержании кальция наблюдались значительные вариации, причем каких-либо закономерностей в распределении его среди исследованных видов водорослей не отмечалось. Наибольшее количество кальция содержали *Padina pavonia* (около 11.000 мг%), *Phylophora nervosa* (5848 мг%) и *Enteromorpha intestinalis* (4304 мг%).

В табл. 3 приводится содержание тиамин, рибофлавина и никотинамида у различных видов водорослей.

Как можно видеть из табл. 3, содержание тиамин в различных видах водорослей колебалось в сравнительно узких пределах, причем из 8 видов исследованных водорослей у 5 видов количество тиамин составляло 0.54—0.56 мг в 100 г абсолютно-сухого вещества. Содержание же рибофлавина и никотинамида было весьма различным и по содержанию этих витаминов отдельные виды водорослей отличались между собой в 5—7 раз.

ТАБЛИЦА 3

Содержание некоторых витаминов в макрофитах Черного моря

Виды	Содержание (в мг) в 100 г абсолютно-сухого вещества		
	тиамин	рибофлавин	никотинамида
<i>Enteromorpha intestinalis</i>	0.436	0.249	4.91
<i>Ulva lactuca</i>	0.560	0.342	3.36
<i>Cystoseira barbata</i>	0.555	0.345	5.60
<i>Padina pavonia</i>	0.378	0.594	3.78
<i>Callithamnion corymbosum</i>	0.720	0.825	5.27
<i>Grateloupia dichotoma</i>	0.555	1.627	5.55
<i>Gelidium crinale</i>	0.550	0.303	1.11
<i>Phylophora nervosa</i>	0.540	0.297	3.78

Таким образом, исследованные макрофиты Черного моря незначительно различались между собой по количеству жиров, фосфора и тиамина. Наибольшие различия наблюдались в содержании белков, углеводов, кальция, рибофлавина и никотинамида.

Л и т е р а т у р а

А в е р к и е в Н. Д. (1917). Исследование водорослей морей Российского государства. Журн. Русск. физ.-хим. общ., 79, часть химич., 3—4. — А в е р к и е в Н. Д. (1930). О добыче пода из водорослей Черного моря. «Красная филлофора». Журн. прикл. хим., III, 4. — А л е к с а н д р о в В. М. (1955). Методы санитарно-гигиенических исследований. — А л ф и м о в Н. Н. (1960). Материалы к биохимии *Cystoseira barbata* (Good. et Wood) Ag. из Черного моря. Бот. журн., 8. — А р х а н г е л о в М. Н. (1950). Санитарно-гигиенические исследования. (Химические методы и микроанализ). — [Виноградов А. П.] (Vinogradov A. P.) (1953). The Elementary Chemical Composition of Marine Organisms, 2. Vernadsky Labor. for Geochem. Probl., Moscow, U. S. S. R., New Haven. — В о р о н и х и н Н. Н. (1908a). Зеленые водоросли Черного моря. Русск. бот. журн., 6. — В о р о н и х и н Н. Н. (1908b). Бурные водоросли Черного моря. Русск. бот. журн., 6. — В о р о н и х и н Н. Н. (1909). Багрянки Черного моря. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., XL, 3—4. — Д а л е в Д., А. Б о й ч и н о в, Л. Л и д ж и, Д. Д а н ч е в и Хр. А х т а р д ж и е в. (1956). Изследване върху Черноморското водорасло *Cystoseira barbata*. Фармация, 4, София. — Д а л е в Д., Д. Д а н ч е в, Л. Л и д ж и, А. Б о й ч и н о в и Хр. А х т а р д ж и е в. (1957). Фитобиохимично изследвана върху колебанията на алгиновата киселина, манита, бромните, йодните соли в Черноморското водорасло *Cystoseira barbata*. Фармация, 1, София. — Д ж е л и л е в а П. Д. (1952). Некоторые данные о химическом составе водорослей (макрофитов) Черного моря. Тр. Карадагск. биол. станц. АН СССР, 12. — Д р о б и н ц е в а А. В. и О. А. Г о р я ч е в а. (1951). Методическое пособие к практическим занятиям по биологической химии (витамины). — Е р м а к о в А. И., В. В. А р а с и м о в и ч, М. И. С м и р н о в а - И к о н н и к о в а, И. К. М у р р и. (1952). Методы биохимического исследования растений. — З и н о в а Е. С. (1935). Водоросли Черного моря окрестностей Новороссийской бухты и их использование. Тр. Севастоп. биол. станц., IV. — И г н а т о в Н. К. (1938). Методы санитарно-гигиенических исследований. — К а л м ы к о в П. Е., И. Б. С е л е с к е р и д и, К. Т. О с и п е н к о. (1952). Методы гигиенических исследований. — К о р е н ц в и т А. (1937). О комплексном использовании черноморской водоросли *Phyllophora nervosa*. Журн. прикл. хим., X, 12. — Ш к а т е л о в В. (1917). О содержании солей калия, брома и йода в черноморской водоросли *Cystoseira barbata*. Журн. Русск. физ.-хим. общ., 79, 3—4. — Ч э п м е н В. (С h a r m a n V. J.). (1953). Морские водоросли и их использование. — A u g i e r J. (1954). Biochimie et systematique oles les rhodophycees. Inst. Catholique, Paris. Huitieme Congres Intern. Bot., Rapports et Communications parvenus avant le Congres, Sect. 17. — F o g g G. E. a. D. M. C o l l y e r. (1954). The Accumulation of fats as a characteristic of certain classes of algae. Huitieme Congres Intern. Bot., Rapports et Communication parvenus avant le Congres, sect. 17.

Военно-медицинская академия
им. С. М. Кирова,
Ленинград.

(Получено 16 I 1961).

У. А. Петроченко

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ ОРГАНИЧЕСКИХ КИСЛОТ НА ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ И РОСТ ПЫЛЬЦЕВЫХ ТРУБОК

За последнее время в литературе опубликованы данные об активации физиологических и биохимических процессов у растений биогенными стимуляторами (см. Благовещенский, 1958).

Сущность действия биогенных стимуляторов окончательно еще не выяснена. Исследованиями А. В. Благовещенского и А. Ю. Кологривовой (1945a, 1945b), И. И. Чикало (1945), А. Ю. Дараган-Суцовой (1952), А. В. Благовещенского и У. А. Петроченко (1959) и других установлено, что под влиянием биогенных стимуляторов и их компонентов у растений происходит повышение активности и качества ферментов. В связи с этим Благовещенский (1949) полагает, что действие биогенных стимуляторов и их компонентов сводится к повышению энергетического уровня белковой молекулы фермента. Подобное повышение энергетического уровня, вероятно,

связано с деформацией белковой молекулы вследствие присоединения к ней отдельных компонентов биогенных стимуляторов (дикарбоновых и других органических кислот).

Изменение активности и качества ферментов под влиянием биогенных стимуляторов влияет на процессы роста и развития растений (Смирнова-Иконникова и Веселова, 1952; Петровиченко, 1957; Дроздов и Корнеев, 1959; Тянь-К-уй, 1959).

По мнению В. П. Филатова (1953) и А. В. Благовещенского (1958) янтарная, фумаровая, адипиновая, яблочная, лимонная, коричная и другие кислоты относятся к компонентам биогенных стимуляторов. В то же время некоторые из них (янтарная, фумаровая, яблочная, лимонная и др.) рассматриваются как вещества метаболического фонда цикла Кребса и им отводится большая роль в общем метаболизме у растений (James, 1953; А. Курсанов, 1960).

Исходя из того, что янтарную, фумаровую, адипиновую, яблочную и другие кислоты следует рассматривать как физиологически активные вещества, мы попытались выяснить их влияние на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок некоторых культурных растений.

Опыты по проращиванию пыльцы проводились нами в 1959—1961 гг. на кафедре ботаники и агробиостанция Мелитопольского педагогического института.

В 1959 г. мы изучали прорастание пыльцы яблони *Malus domestica* Borkh. сортов 'Кандиль-Синап' и 'Пепин литовский', винограда *Vitis dysantina* Andr., сортов 'Шасла' и 'Чауш', томатов *Lycopersicon esculentum* Mill. сорта 'Маяк', огурцов *Cucumis sativus* L. сорта 'Нежинские', дыни *Cucumis melo* L. сорта 'Колхозница' и арбуза *Citrullus vulgaris* Schrad. сорта 'Мелитопольский'. В качестве материала для исследования в 1960 г. была взята пыльца абрикоса *Prunus armeniaca* L. сорта 'Краснощекий', черешни *Cerasus avium* (L.) Moench. сорта 'Наполеон розовый', груши *Pyrus communis* L. сорта 'Ильинка', яблони *Malus domestica* Borkh. сорта 'Ранет Симиренко', сливы *Prunus domestica* L. сорта 'Ренклюд зеленый', огурцов сортов Нежинские и Берлизовские, винограда сортов 'Шасла', 'Чауш', 'Донской', 'Плавай' и 'Кабасия', и, кроме того, упомянутых выше сортов дыни, арбуза и томата.

Пыльцу для исследования брали со свежесрезанных, здоровых и однородных (по состоянию цветения) цветков. При этом, не менее чем в пяти цветках пинцетом выщипывали тычинки и равномерно высевали из пыльников в каждую каплю питательного раствора по 150—230 пыльцевых зерен.

В качестве питательной среды для проращивания пыльцы служили 15%-й раствор сахарозы с 1.5% агара, которые смешивались с водными растворами кислот — янтарной, фумаровой и адипиновой; в опытах 1960 г., кроме этих кислот, были взяты также яблочная, лимонная и коричная кислоты. Использовались растворы кислот следующих концентраций: 0.01, 0.002, 0.001, 0.0002 и 0.0001 моля. Коричную кислоту в концентрации 0.01 моля мы не брали, так как при комнатной температуре в таком количестве она полностью в воде не растворяется. Контролем служил агаризированный раствор 15%-й сахарозы. Повторность опытов была трехкратной. Перед посевом пыльцы растворы с питательными средами стерилизовались.

Проращивание пыльцы проводилось на предметных стеклах, которые мы помещали на подставки из парафина внутри чашек Петри; на дно чашек наливали водопроводную воду и прикрывали сверху наружной крышкой. Чашки Петри с посеянной пылью оставлялись в лаборатории при рассеянном естественном освещении.

Подсчет зерен пыльцы и измерение длины пыльцевых трубок проводилось при увеличении в 56, 80 или 120 раз. В поле зрения микроскопа подсчитывали отдельно общее количество пыльцы и число проросших пыльцевых зерен. Длину пыльцевых трубок измеряли с помощью окуляр-микрометра и на их микрофотографиях.

Опытами, проведенными в 1959 г., установлено, что дикарбоновые кислоты (янтарная, фумаровая и адипиновая) в слабых концентрациях стимулируют прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок яблони 'Кандиль Синап' и 'Пепин литовский', винограда 'Шасла', томата 'Маяк', огурца 'Нежинский', дыни 'Колхозница' и арбуза 'Мелитопольский'.

В качестве первого объекта исследования пыльцы в 1960 г. нами был взят абрикос сорта 'Краснощекий'. Свежесобранную пыльцу абрикоса мы высевали на питательные среды в течение 4 дней, начиная с 21 апреля, пыльцу черешни — 24, 26 и 28 апреля, груши — 30 апреля, сливы — 2 мая, яблони — 5 мая, томатов — с 7 по 10 июня, винограда — с 12 по 16 июня, огурцов — с 20 по 25 июня, дыни — с 25 по 29 июня и арбуза — с 2 по 5 июля. Сбор и посев пыльцы проводили преимущественно в утренние часы.

Подсчет количества проросшей пыльцы и измерение длины пыльцевых трубок проводился у абрикоса через 4 и 24 часа после посева на питательные среды, у черешни — через 3 и 24 часа, у груши — через 24 часа, у яблони — через 6 часов, у сливы — через 21 час, у томата — спустя 3 и 6 часов, у винограда сорта 'Шасла' — через 2 и 7 часов, сорта 'Плавай' — через 4 и 6 часов, сорта 'Донской' — через 6 часов и сорта 'Кабасия' — через 8 часов, у огурцов 'Нежинские' — через 2 и 7 часов и у 'Берлизовские' — через 4 часа, у дыни — спустя 1 час и у арбуза через 3 часа.

Основные результаты исследования приведены в табл. 1, 2 и 3.

Приведенные в табл. 1, 2 и 3 данные, а также другие, непредставленные в них материалы показывают, что органические кислоты (янтарная, фумаровая, адипиновая,

ТАБЛИЦА 1

Влияние органических кислот на прорастание пыльцы и рост пылевых трубок абрикоса сорта 'Краснощекий' и черешни сорта 'Наполеон розовый' (подсчет количества пыльцы и измерение длины пылевых трубок проводились через 24 часа после посева)

Варианты опыта	Концентрация органических кислот (в молях)	Абрикос		Черешня	
		проросло пыльцы (в %)	длина пылевых трубок (в μ)	проросло пыльцы (в %)	длина пылевых трубок (в μ)
Контроль	0	31.1	63±7.1	57.1	126±11.1
Янтарная кислота	0.001	0	0	79.3	746±37.4
	0.0002	80.0	157±12.3	69.2	378±19.8
	0.0001	47.0	42±3.6	40.9	273±12.3
Фумаровая кислота	0.0002	52.9	105±9.8	66.0	549±25.1
	0.0001	66.7	273±20.6	25.0	160±9.3
Адипиновая кислота	0.02	0	0	79.3	418±19.6
	0.001	33.3	42±5.7	70.1	580±21.5
	0.002	83.3	388±27.1	52.6	228±16.7
	0.0001	42.5	252±21.3	32.5	184±10.1
Яблочная кислота	0.002	30.8	231±20.1	47.1	181±10.3
	0.001	90.0	336±29.4	68.9	214±13.8
	0.0002	90.9	428±32.0	70.6	315±21.4
	0.0001	89.9	546±45.4	40.0	278±18.3
Лимонная кислота	0.001	37.5	315±27.0	40.0	10±2.1
	0.0002	79.3	630±43.4	42.5	176±10.4
	0.0001	85.7	382±24.4	57.7	105±8.7
Коричная кислота	0.0002	71.9	302±17.9	39.6	180±15.7
	0.0001	25.8	194±14.2	58.0	187±16.4

яблочная и лимонная) в концентрациях 0.001—0.0001 моля стимулируют прорастание пыльцы и рост пылевых трубок абрикоса, черешни, груши, яблони, сливы и винограда. Действие коричной кислоты на прорастание пыльцы абрикоса, черешни, винограда сортов 'Шасла' и 'Плавай' менее эффективно, чем других взятых нами кислот, а на прорастание пыльцы сливы и сортов винограда 'Донской' и 'Кабассия' она влияет отрицательно.

Подобное же действие эти кислоты оказывают на прорастание пыльцы и рост пылевых трубок томата, огурцов, дыни и арбуза. Так, например, в опытах с томатом через 6 часов после посева пыльцы на питательный субстрат в контроле проросло 11.6% пылевых зерен, в присутствии янтарной кислоты (0.0002 моля) — 31.1%, фумаровой (0.0001 м.) — 40.4%, адипиновой (0.0001 м.) — 46.6%, яблочной (0.0002 м.) — 55.9%, лимонной (0.0001 м.) — 22.6% и коричной кислоты (0.0001 м.) — 18.4%.

Длина пылевых трубок (в μ) соответственно была: в контроле — 107, при наличии янтарной кислоты 224, фумаровой — 477, адипиновой — 219, яблочной — 449, лимонной — 307 и коричной — 176.

В опытах с огурцами более длинные пылевые трубки и значительное увеличение количества проросшей пыльцы по сравнению с контролем мы наблюдали в вариантах с кислотами: янтарной (0.0002 и 0.0001 м.), фумаровой (0.0001 м.), адипиновой (0.0002 м.), яблочной (0.0001 м.) и коричной (0.0002 и 0.0001 м.).

Количество проросшей пыльцы дыни в контроле, через час после посева составляло 62.5%, средняя длина пылевых трубок равнялась 274 μ . В присутствии кислот, взятых в разведении 0.0002 и 0.0001 моля, пыльца проросла больше и пылевые трубки были в $1\frac{1}{2}$ —3 раза длиннее, чем в контроле. Лучший стимулирующий эффект при этом оказала яблочная кислота.

Прорастание пыльцы арбуза стимулируют янтарная, фумаровая и адипиновая кислоты в концентрации 0.0002—0.0001 моля.

Следует отметить, что пыльца начинает быстрее прорастать на тех питательных средах, которые содержат янтарную, фумаровую, адипиновую, яблочную и лимонную кислоты (0.001—0.0001 м.). Так, например, пылевые трубки винограда 'Шасла' были отчетливо заметны через 20 минут после посева в среды с кислотами — янтарной, адипиновой, яблочной и лимонной. Через 2 часа их длина (в μ) составила: в контроле — 90, в среде с янтарной кислотой (0.001 м.) — 289, с адипиновой (0.001 м.) — 287, с яблочной (0.001 м.) — 284 и с лимонной (0.0001 м.) — 149, количество

ТАБЛИЦА 2

Влияние органических кислот на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок груши 'Ильинка', яблони 'Ренет Симиренко' и сливы 'Ренклюд зеленый'

Варианты опыта	Концентрация органических кислот (в молях)	Пыльца					
		груши		яблони		сливы	
		время от посева (в часах)					
		24		6		21	
		проросло пыльцы (в %)	длина пыльцевых трубок (в μ)	проросло пыльцы (в %)	длина пыльцевых трубок (в μ)	проросло пыльцы (в %)	длина пыльцевых трубок (в μ)
Контроль	0	40.3	164 $\pm$ 23.7	31.9	175 $\pm$ 20.0	7.0	351 $\pm$ 30.1
Янтарная кислота	0.0002	52.7	327 $\pm$ 18.1	23.5	322 $\pm$ 18.4	23.9	519 $\pm$ 30.1
	0.0001	9.0	55 $\pm$ 7.5	66.3	668 $\pm$ 31.5	0	0
Фумаровая кислота	0.0002	92.0	704 $\pm$ 34.6	95.4	559 $\pm$ 40.1	9.0	112 $\pm$ 10.0
	0.0001	69.0	450 $\pm$ 24.7	85.7	664 $\pm$ 23.4	29.5	1146 $\pm$ 40.1
Адипиновая кислота	0.001	65.1	157 $\pm$ 17.1	85.0	265 $\pm$ 16.3	0	0
	0.0002	98.0	846 $\pm$ 27.3	88.9	651 $\pm$ 29.6	22.1	549 $\pm$ 20.6
	0.0001	72.4	495 $\pm$ 20.0	79.9	591 $\pm$ 28.7	4.5	176 $\pm$ 11.3
Яблочная кислота	0.002	46.1	236 $\pm$ 19.6	0	0	5.8	103 $\pm$ 16.9
	0.001	74.8	296 $\pm$ 23.8	81.8	451 $\pm$ 21.9	23.5	892 $\pm$ 30.7
	0.0002	91.7	984 $\pm$ 33.4	74.3	707 $\pm$ 26.0	23.4	1155 $\pm$ 33.8
	0.0001	85.7	423 $\pm$ 41.2	61.4	751 $\pm$ 33.5	16.9	1067 $\pm$ 32.6
Лимонная кислота	0.0002	73.9	278 $\pm$ 13.0	82.3	584 $\pm$ 32.1	10.8	535 $\pm$ 23.1
	0.0001	83.3	242 $\pm$ 19.5	52.9	360 $\pm$ 23.8	0	0
Коричная кислота	0.0002	90.5	410 $\pm$ 28.1	84.6	756 $\pm$ 49.2	8.7	306 $\pm$ 11.3
	0.0001	76.3	341 $\pm$ 30.4	56.5	441 $\pm$ 26.6	5.4	161 $\pm$ 9.5

ТАБЛИЦА 3

Влияние органических кислот на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок винограда разных сортов

Варианты опыта	Концентрация органических кислот (в молях)	'Шасла'		'Плавай'		'Донской'		'Кабассия'	
		Время от посева пыльцы (в часах)							
		7		7		6		8	
		проросло пыльцы (в %)	длина пыльцевых трубок (в μ)	проросло пыльцы (в %)	длина пыльцевых трубок (в μ)	проросло пыльцы (в %)	длина пыльцевых трубок (в μ)	проросло пыльцы (в %)	длина пыльцевых трубок (в μ)
Контроль	0	56.7	186±19.0	56.4	249±32.1	36.5	80±11.0	23.8	188±14.9
Янтарная кислота {	0.0001	57.1	582±26.4	66.7	339±18.5	75.0	438±19.5	72.0	512±25.4
	0.0002	68.4	550±20.4	34.5	355±23.4	9.3	150±10.0	71.4	586±30.4
	0.0001	52.9	412±22.8	50.0	30±12.3	0	0	33.3	238±19.1
Фумаровая кислота {	0.0002	89.5	400±26.6	73.3	328±14.9	43.4	332±12.0	64.3	425±21.2
	0.0001	84.2	750±32.9	52.5	456±18.4	18.8	78±9.1	65.4	574±27.6
Адипиновая кислота {	0.0002	75.0	567±24.0	68.7	209±14.3	76.0	202±10.1	90.9	128±7.3
	0.0001	76.9	202±12.4	37.5	170±6.4	15.0	78±7.8	86.9	368±22.1
Яблочная кислота {	0.0001	75.0	542±23.8	63.6	442±26.8	41.9	233±20.4	42.8	122±10.6
	0.0002	77.8	372±12.4	53.6	533±17.8	33.7	127±18.3	72.2	402±25.8
	0.0001	92.8	283±16.8	38.5	422±25.1	39.1	143±15.4	70.9	426±23.8
Лимонная кислота {	0.0002	57.1	452±22.8	45.4	246±16.8	7.9	185±15.0	30.0	374±23.8
	0.0001	92.3	372±14.5	71.4	372±16.4	18.2	152±17.2	57.2	487±25.7

же проросшей пыльцы в опыте к этому времени было в 4 раза больше, чем в контроле. Особенно быстро начинала прорастать пыльца дыни и огурцов в средах, содержащих дикарбоновые кислоты и коричную кислоту. На этих средах пыльцевые трубки дыни были хорошо заметны через 5 минут, а огурцов через 10 минут после посева.

Прорастить пылцу на питательных субстратах, содержащих кислоты в концентрации 0.01 моля, нам не удалось. При концентрации кислот, равной 0.002 моля, прорастает пыльца абрикоса, черешни, груши, сливы, винограда, огурцов и дыни, но по сравнению с контролем количество проросшей пыльцы, как правило, меньше, а пыльцевые трубки короче.

Были проведены также опыты по изучению влияния дикарбоновых и других кислот на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок у белой акации *Robinia pseudacacia* L., кукурузы *Zea mays* L. сортов 'Одесская 10', 'ВИР 156', 'Днепропетровская 56' и 'Сахарная белая', кабачков *Cucurbita pepo* L.; львиного зева *Antirrhinum majus* L. и ивы плакучей *Salix babylonica* L.

Установлено, что янтарная, фумаровая, адипиновая, яблочная, лимонная и коричная кислоты в концентрациях от 0.002 до 0.0001 моля стимулируют прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок белой акации, львиного зева и плакучей ивы. Из всех сортов кукурузы прорастить нам удалось только пылцу 'Сахарной белой'. Пылца кабачков в наших опытах не прорастала.

Проведенные нами исследования дополняют данные Бринка (Brink, 1924, 1925), Хюрель-Пи (Hurel-Py, 1934), Е. А. Бритикова (1954) и других исследователей, показавших, что для прорастания пыльцы многих растений оптимальной является слабо кислая и нейтральная реакция среды. Однако не отрицая роли определенного pH среды, создающего наиболее благоприятные условия для обмена веществ между пылью и окружающим ее субстратом, следует полагать, что дикарбоновые и другие кислоты метаболического происхождения принимают и непосредственное участие в различных биохимических процессах, происходящих в пылце при ее прорастании.

Возможно, что эти кислоты при сильном разведении присоединяются к белковым молекулам ферментов пыльцы и тем самым изменяют активность и качество ферментов. Изменение же активности и качества ферментов очевидно должно отразиться на интенсивности прорастания пыльцы, росте пыльцевых трубок и т. п., но для выяснения физиологической роли этих кислот в процессах прорастания пыльцы (в опытах *in vitro* и в особенности *in vivo*) нужны, конечно, новые экспериментальные доказательства.

Проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы.

1. Растворы органических кислот — янтарной, фумаровой, яблочной, адипиновой и лимонной в концентрации 0.001—0.0001 моля стимулируют прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. Из испытанных нами кислот лучше всего стимулируют эти процессы дикарбоновые кислоты (яблочная, янтарная, фумаровая и адипиновая). При этом активизирующее влияние фумаровой кислоты на прорастание пыльцы отчетливо проявляется при более низкой ее концентрации (0.0002 и 0.0001 м.), тогда как оптимальные концентрации яблочной и адипиновой кислот находятся в пределах 0.001—0.0001 моля.

2. Стимуляция прорастания пыльцы лимонной кислотой, которая относится к трикарбоновым кислотам, несколько слабее, чем у дикарбоновых кислот.

3. Коричная кислота, которую рассматривают (см. Благовещенский, 1958) как продукт окисления фенилаланина, в большинстве опытов тормозила прорастание пыльцы, но рост пыльцевых трубок она, хотя и незначительно, стимулирует.

При концентрации органических кислот, равной 0.01 моля, пыльца совсем не прорастает, а при концентрации 0.002 моля прорастает не у всех растений, но количество проросшей пыльцы и длина ее трубок, как правило, меньше, чем в контроле.

Исходя из данных о стимулирующем влиянии дикарбоновых и других органических кислот на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок, возникает необходимость испытать их действие при гибридизационных работах.

Л и т е р а т у р а

Благовещенский А. В. (1949). Типы активирования ферментов. Тр. Инст. физиолог. раст. АН СССР, 6, 2. — Благовещенский А. В. (1958). Биохимия обмена азотсодержащих веществ у растений. — Благовещенский А. В. и А. Ю. Кологривова. (1945а). О стимуляции роста корней некоторыми органическими кислотами. ДАН СССР, 48, 6. — Благовещенский А. В. и А. Ю. Кологривова. (1945б). Активирование каталазы продуктами дезаминирования аминокислот. ДАН СССР, 50, 5. — Благовещенский А. В. и У. А. Петроченко. (1959). Влияние обработки семян янтарной и фумаровой кислотами на некоторые физиологические процессы у растений. Физиолог. раст., 6, 1. — Бритиков Е. А. (1954). К физиолого-биохимическому анализу про-

растания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях пестика. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 8, 2. — Д а р а г а н - С у щ о в а А. Ю. (1952). Влияние предпосевной обработки семян биогенными стимуляторами на биохимические показатели растений. ДАН СССР, 53, 3. — Д р о з д о в Н. А. и П. К. К о р н е е в. (1959). Обработка семян кукурузы янтарной кислотой. Сельск. хоз. Северо-зап. зоны, 4. — К у р с а н о в А. Л. (1930). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. — П е т р о ч е н к о У. А. (1957). Вплив компонентів біогенних стимуляторів на деякі фізіологічні процеси і урожай ярої пшениці і інших рослин. Науков. зап. Мелітопольск. державн. пед. інст., 4. — С м и р н о в а - И к о н н и к о в а М. И. и Е. П. В е с е л о в а. (1952). Влияние биологических стимуляторов роста на урожай и химический состав растений. Тр. по прикл. бот. генет. и селекц., 29, 3. — Т я н ь - К - у й. (1959). Влияние некоторых органических кислот на скорость прохождения стадии яринизации у озимой пшеницы. Бот. журн., 10. — Ф и л а т о в В. П. (1953). Основные теоретические вопросы тканевой терапии. В сб.: Тканевая терапия. — Ч и к а л о И. И. (1945). Активирование протеолитических ферментов биогенными стимуляторами. Бюлл. Среднеазиатск. гос. унив., 23. — B r i n k R. A. (1924). The physiology of pollen. Amer. Journ. Bot., 11, 4—7. — B r i n k R. A. (1925). The influence of hydrogenion concentration on the development of the pollen tube of the sweet pea (*Lathyrus odoratus*). Amer. Journ. Bot., 13. — H u r e l - P y. (1934). Recherches sur les conditions du pH necessaires pour obtenir la germination des grains de pollen et la coloration vitale de leurs vacuoles. Compt. Rend. Acad. Sci., 198. — J a m e s W. O. (1953). Plant respiration.

(Получено 16 II 1961).

Мелітопольський державний
педагогічний інститут.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

А. А. Яценко-Хмелевский. Краткий курс анатомии растений. Государственное издательство «Высшая школа», М., 1961, 282 стр.

В отечественной ботанической литературе появился новый труд по анатомии растений проф. А. А. Яценко-Хмелевского. Это учебное пособие по своему содержанию является синтетическим и освещает современные данные в области анатомии растений и последние достижения микроскопии растений. Это надо подчеркнуть, как главную черту данного пособия. В этой книге сосуществуют и органически взаимопроникают фактический материал и эволюционная оценка изложенных данных. Каждая категория анатомических элементов рассматривается, как правило, в филогенетическом аспекте, что характеризует данный труд как вполне современный.

Можно сказать, что краткий учебник по анатомии растений А. А. Яценко-Хмелевского являет собой пример руководства нового типа, так как в нем сделана попытка изложить материал на основе новых норм, продиктованных ходом развития этой области ботанической науки.

Данная работа содержит несколько больше материала по разделам, связанным с областью исследования автора (ксилология).

Очень ценно, что в ряде мест выдвигаются новые критерии для классификации, систематизации и субординации понятий. Так, на примере различной ориентации фибрилл в слоях клеточной оболочки различных анатомических элементов выявляется новый признак, по которому может проводиться классификация тканей.

Весьма своевременным является привлечение автором электронно-микроскопических данных по компонентам растительной клетки.

Автор совершенно справедливо отмечает, что анатомия и морфология растений настолько связаны друг с другом, что основанием для отделения их в некоторых случаях является не столько сам объект этих наук, сколько приемы его исследования. Хорошо раскрыто в книге значение анатомии для других областей ботаники, а также для таких наук, как геология, фармакогнозия, палеонтология, древесиноведение и т. д. В особенности автор подчеркивает значение анатомических данных в систематике. Это особенно важно для решения вопросов систематики ряда семейств (*Umbelliferae*, *Euphorbiaceae*, *Gramineae*, *Musaceae* и др.); об этом свидетельствует и включение анатомических признаков в описание таксонов (например, в книге: M. Chaudet, L. Embert, *Traité de botanique systématique*. Paris, 1960).

Вопросы экспериментальной анатомии также освещены в книге. Очень удачен в этом плане пример превращения крахмалоносного влагища в типичную энтодерму с пятнами Каспари при затемнении растения.

Мы не ставим перед собой задачу проанализировать тщательно каждое положение книги Яценко-Хмелевского, а выскажем свое мнение лишь по отдельным научным и дидактическим вопросам.

Включение в книгу ксилологических сведений, а также материала о субмикроскопическом строении клеточной оболочки с ее фибриллярной структурой не только обогатило ее, придало ей научную глубину, но и дало возможность отразить «пульс времени». Включение материала о типах образования устьиц и о расположении околоустьичных клеток также сделало книгу более полной.

Целый ряд научных понятий достаточно хорошо освещен в книге. Среди них можно остановиться на следующих. Автор в нескольких местах говорит о форме клеток, близкой к тетраэдрам (многогранник с 14 гранями), создавая у читателя объемное представление о клетке, в противовес плоскостному понятию о ней, часто возникающему у начинающих изучать клетки и ткани на препаратах. То, что это понятие упоминается в нескольких местах (стр. 31, 115, 132, 156), педагогически вполне оправдано и облегчает усвоение данного положения. В книге достаточно подчеркивается присутствие вакуолей в пластидах, явление агглютинации хлоропластов (развитое в трудах В. Г. Александрова и его учеников). Четко излагается материал о плазмодесмах с учетом последних данных в этой области. Пожалуй, о плазмодесмах ни в одном учебнике не дано столько фактического материала, как в этой книге. Еще лучше рассказано в ней о порах в оболочках.

Говоря о клеточных включениях и продуктах жизнедеятельности протопласта, автор указывает на наличие у растений «красного крахмала», встречающегося у многих растений и обычно мало описываемого в других учебниках. Наименее наблюдался в пластах некоторых тыквенных, в частности у момордики.

Автор приводит для иллюстрации многих понятий редко встречающиеся рисунки, среди них: рис. 12, показывающий образование межклетников, рис. 14, дающий ясное представление о тончайшем (фибрилярном) строении клеточной оболочки растительного волокна; это изумительная субмикроскопическая модель, раскрывающая структуру одной из составных частей клетки.

Рассматривая меристемы, автор выявляет специфику организации протопласта клеток у флоральных и вегетативных меристем. Хорош пример о количестве камбияльных клеток по окружности в стволах различного возраста. Надо считать правильным введение специального параграфа «Раневые меристемы». Интересно, как отмечает автор, что в эволюции апекса корня наблюдается тот же процесс увеличения числа инициальных клеток и их превращения в отдельные слои, что и у апекса вегетативного побега.

Положение о том, что деятельность камбия различна по своей активности не только во времени, но и в пространстве, иллюстрируется рядом примеров, в частности отложением флоэмы в древесине. В книге убедительно показано, что возникновение меристемы является важным приобретением и очень существенным этапом в эволюции растительного мира.

Совершенно справедливо автор относит гиподерму к колленхиме, так как по характеру утолщения клеточных оболочек и пассивному растяжению клеток в процессе роста органа она сходна с колленхимой. Мы наблюдали гиподерму в плодах тыквенных, особенно у дикорастущих представителей их. С другой стороны, наши данные по микрокарпологии тыквенных умножают число примеров, приводимых в книге Яценко-Хмелевского, об организации и топографии кутикулы. При изучении тыквенных выяснилось, что кутикула покрывает не только наружные стенки эпидермиса, но может распространяться и на другие клетки внутренних слоев органа. Приведем еще одно положение А. А. Яценко-Хмелевского, которое подтверждено нашими исследованиями по плодам тыквенных. В его книге сказано, что сохранение колючатых и спиральных элементов ксилемы связано не столько с действием закона рекапитуляции, сколько с высокой целесообразностью этой структуры. Действительно, присутствие в сочных плодах тыквенных спиральных и колючатых элементов, не только на ранних стадиях развития плода, но и в составе полных пучков зрелых плодов, совершенно очевидно говорит о приспособительном значении этих структур, так как они не препятствуют продолжительному росту плодов и достижению ими огромных размеров.

Материал о проводящих тканях освещен также достаточно хорошо. Умело и четко дана эволюционная оценка разных гистологических элементов. Это относится к ситовидным клеткам и ситовидным трубкам, к трахеидам и трахеям. Ясно дана характеристика протофлоэмы и протоксилемы, метафлоэмы и метаксилемы. Убедительно дифференцируются понятия «ситовидная пластинка» и «ситовидный участок».

Совершенно очевидным и оправданным является выделение автором трахеальных элементов. В этом плане становится очень понятно значение окаймленных пор трахеальных элементов для их распознавания и отличия от других компонентов ксилемы. Рассматривая вопрос о встречаемости сосудов только у наземных высших растений и об отсутствии их у водорослей, автор удачно указывает на роль условий среды и на их влияние на развитие растительных организмов. Млечники рассматриваются самостоятельно и не входят в тему о проводящих тканях.

Другие категории тканей описаны и иллюстрированы также весьма продуманно. Выделяется своей полнотой описание особенностей и происхождения склеренхимы.

Некоторые понятия экологической анатомии раскрываются особенно удачно при изложении материала о ксероморфии в структуре органов растений (погруженность устьиц, их количество и т. д.).

В дидактическом отношении книга отвечает на ряд запросов учащейся молодежи, способствуя лучшему усвоению материала. Очень удачны в этом отношении объяснения многих понятий, этимология терминов и т. д. Говоря о меристеме, автор указывает на основное свойство ее клеток делиться и в связи с этим раскрывает главную особенность растительных организмов — непрерывный рост. Для учащихся ценно, что понятие о росте органа и увеличении его объема дается на основе понятия симпластического и интрузивного роста клеток.

Термины и понятия «производные элементы» и «дифференциация клеток» используются автором в более широком смысле, чем в других учебниках. Например, говоря о дифференциации, автор, всегда удачно, указывает на возникновение из дифференцированных тканей меристемных клеток. Понятие «производные элементы» великолепно отражает состояние и ход дифференциации и специализации клеток. Для многих терминов (в том числе для термина: «гистогенез») даются весьма полные объяснения. Указывается на нецелесообразность применения термина «каллюс» в двух случаях: когда идет речь о раневой меристеме и о мозолистом веществе ситовидных элементов.

Весьма положительно оценивая книгу А. А. Яценко-Хмелевского, мы намерены высказать и некоторые пожелания как в отношении ее структуры, так и по содержанию.

Давно ожидается многими преподавателями и работниками научно-исследовательских учреждений учебник или учебное пособие, в котором была бы дана как самостоятельный раздел анатомия низших растений. В книге же Яценко-Хмелевского, как и во многих руководствах по анатомии растений, данные о структуре таллофитов упоминаются только в сравнительном плане, среди сведений о теломофитах. Кроме того,

необходимо было предусмотреть и раздел по анатомии генеративных органов, имеющийся в учебнике В. Г. Александрова и в книге Имса и Мак Даниэльса. В рецензируемом труде почти отсутствуют сведения по истории науки. Они сделали бы учебник более интересным, а материал выглядел бы динамичнее, в результате сравнения с пройденными этапами развития анатомии. Необходимо было также расширить раздел о субмикроскопическом строении органоидов растительной клетки, подобно тому как это отлично сделано в отношении клеточной оболочки, иначе после знакомства с книгой (в частности, с содержащимися в ней материалом только о субмикроскопическом строении клеточной оболочки) у неискушенного читателя может отчасти создаться впечатление, что анатомия растений является наукой о «клеточных оболочках», несмотря на соответствующее предупреждение автора.

На наш взгляд, необходимо при повторном издании иллюстрировать книгу объемом изображением клеток и тканей, схемами-проекциями.

Относительно отдельных понятий надо отметить, что изложение их не всегда обладает должной законченностью, а с формулировками иногда нельзя согласиться. Так, в книге указывается, что пластиды, в зависимости от содержания пигментов, делятся на три категории: хлоропласты, хромопласты и лейкопласты. Однако не подчеркнуто, что отличия между ними охватывают и их структурные черты, в особенности на субмикроскопическом уровне.

Можно было бы больше остановиться на морфологии, физиологии и биохимии митохондрий, столь хорошо изученных в настоящее время и получивших название «биохимических машин», «преобразователей энергии».

Параграф 9, в котором говорится о крахмале и жирах, носит название «Внепротоплазматические компоненты клетки», как будто крахмал и жиры не образуются в протопласте. Правда, дальше на стр. 47 автор пишет, что «крахмальные зерна никогда не образуются в вакуолях, но всегда в цитоплазме», а на стр. 48 отмечено, что «жиры выделяются непосредственно цитоплазмой». В результате у читателя может остаться неясность относительно происхождения этих веществ.

На стр. 104 говорится, что феллоген порождает перидерму, но не отмечено, что в состав перидермы входит и феллоген. Правда, дальше (стр. 151) указывается, что перидерма состоит из трех частей.

Описывая с особой тщательностью проводящие пучки, автор не упомянул при этом о пучках биколлатеральных. Проводящие пучки рассматриваются в одном параграфе с флоэмой, хотя можно было бы, учитывая присутствие в них и ксилемы, дать их в отдельном параграфе, как это делается во всех учебниках.

На рис. 63 непонятно, почему фиг. В, изображающая членик ситовидной трубки со сложной пластинкой (т. е. несколько ситовидных участков), обозначена как имеющая простую ситовидную пластинку?

Там, где говорится о первичном строении стебля, не дается его классического описания, а весь материал посвящен почти одним листовым следам.

Трудно согласиться с автором, что кутикула отсутствует на корне, так как в последних исследованиях отмечается наличие ее и в этом органе. Можно считать спорным и утверждение автора, что семядоли являются листьями (стр. 23, 252).

Имеются в книге и отдельные непонятные для читателя выражения. Так, на стр. 96 сказано: «... поскольку боковые корни возникают эндогенно, т. е. внутри тела молодых зрелых (и молодых и зрелых? — Б. М.) корней». На стр. 87, 97 периблема дается как существительное женского рода, а плерома — как существительное мужского рода («плером»). Однако во всех учебниках, насколько нам известно, «плерома», — существительное женского рода.

Есть и опечатки, например, на стр. 54 в объяснении к рис. 11 сказано «клеточной» вместо «клеточной»; на стр. 10 «тем не мене» вместо «тем не менее»; на стр. 239 «уме» вместо «уже»; на стр. 273 «состоит из слов» вместо «слоев» и др.

В заключение мы хотим подчеркнуть, что, несмотря на отдельные упущения, рецензируемый учебник представляет собой серьезный и оригинальный труд по анатомии растений, а его краткость в целом вполне оправдана назначением этого пособия.

Ботанический сад
Академии наук
Молдавской ССР,
г. Кишинев.

Б. Т. Матиенко.
(Получено 20 VII 1962).

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ ЛЕОНИДА МИХАЙЛОВИЧА ЧЕРЕПНИНА

(1906—1961)

27 июля 1961 г. на 56 году жизни в полном расцвете творческих сил скоропостижно скончался доктор биологических наук профессор Красноярского педагогического института Леонид Михайлович Черепнин. Леонид Михайлович широко известен как геоботаник-флорист, исследователь флоры и растительности южной части обширнейшего Красноярского края.

Родился Леонид Михайлович 14 января 1906 г. в семье служащего в селе Коротояк Воронежской области. Тяжелое детство выпало на его долю. В 1919 г. белогвардейцами был убит его отец. Л. М. вместе со своими братьями и сестрами воспитывался в детском доме, подростком батрачил у местных кулаков. Но несмотря ни на что, большая тяга к знаниям и трудолюбие помогли ему окончить в 1923 г. единую трудовую школу второй ступени и в 1925 г. Острогожский педтехникум. С 1925 по 1931 г. он работает учителем начальных классов в Воронежской области, а затем в Западно-Сибирском крае. Уже здесь он проявляет себя страстным натуралистом-исследователем, увлекающимся изучением растительности. В Западно-Сибирском крае он проводит ботанические сборы, послужившие основой для работы, выполненной им во время учебы в Московском педагогическом институте. Эта работа — «Очерк флоры березовых колков восточной части Барабинской степи» (1935) — осталась в рукописи.

С 1931 по 1935 г. Л. М. учился на Естественно-химическом факультете Московского педагогического института, по окончании которого он был зачислен в аспирантуру при кафедре ботаники того же института. Здесь, под руководством проф. А. А. Уранова (тогда доцента), он выполнил кандидатскую диссертацию на тему «Растительность каменистой степи Жигулевских гор», которую защитил в 1941 г. В 1938 г. Л. М. приехал в избранный им Красноярский край с большими планами исследовательской работы.

Работая в Красноярском педагогическом институте, Л. М. возглавил исследовательскую работу кафедры ботаники, направив ее на изучение слабо исследованной флоры и растительности Красноярского края. В первую очередь его интересовали лесостепные и степные районы. Располагая незначительными средствами он вместе с сотрудниками кафедры и студентами с 1938 по 1941 г. организовал и проводил флористические и геоботанические исследования в районе Красноярской лесостепи. В трудные военные годы район исследований значительно расширяется (в 1942 г. — окрестности городов Ачинска, Минусинска, Абакана; в 1943 г. — Канская лесостепь).

С 1944 г. начинается систематическое изучение Хакасских и Минусинских степей. В этом же году им, совместно с сотрудниками по институту, изучалась водная и прибрежная растительность пресных и соленых озер в Ширинском и Ужурском районах. В 1946 г. он участвовал в экспедиции Западно-Сибирского филиала АН СССР, организованной для сборов и полевого изучения лекарственных растений в Минусинской котловине и в пределах хребтов Ергаки и Араданский (Западный Саян). В 1948 г. работал в геоботанической экспедиции совместно с В. В. Ревердатто, А. Скворцовой и А. Самойловой, а затем в составе Южно-Енисейской экспедиции Совета по изучению производительных сил (СОПС) АН СССР изучал Приабаканские степи, Уленьскую котловину, Уйбатскую степь и правобережную часть Минусинской котловины. Довольно много внимания Л. М. уделял изучению растительности Тувинской автономной области. В 1945 г. он работал в составе сельскохозяйственной экспедиции, в 1947 г. — в составе Южно-Енисейской комплексной экспедиции СОПС АН СССР. В 1952 г. им была организована экспедиционная поездка в Западный Саян.

В результате этих работ обследованы все степные и лесостепные районы Красноярского края, значительная часть Западного Саяна и Тувинской автономной области. Составлена сводка «Растительность Хакасско-Минусинской котловины» (рукопись). При Красноярском педагогическом институте положено начало созданию гербария, насыщающегося сейчас уже свыше 18 000 листов.

Как страстный педагог Л. М. не отрывался от запросов и нужд школы и института. Им разработан курс замечательных лекций по систематике и географии растений, в помощь учителям написано пособие «Весенние школьные экскурсии по ботанике в условиях лесостепной полосы Красноярского края» (1945) и определитель «Ранневесенние растения Красноярского края» (1948). Это был первый определитель, охватывающий все растения, цветущие в апреле—мае в Красноярском крае. Благодаря

этому пособию впервые открылась возможность определения растений широкими кругами учителей и любителей-натуралистов Красноярского края.

В 1952—1953 гг. Л. М. — докторант Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Здесь при консультации чл.-корр. АН СССР Б. К. Шишкина, он завершает диссертацию на соискание ученой степени доктора биологических наук на тему «Флора и растительность южной части Красноярского края», которую успешно защищает.

После этого он проявляет большой интерес к изучению растительности Восточного Саяна. В 1955 г. он совершает экспедиционную поездку в северо-западную часть Восточного Саяна (Койское и Кутурчинское белогорья), в 1957 г. по р. Казыру.

Последние годы своей жизни Л. М. посвятил работе по составлению «Флоры южной части Красноярского края». Приходилось удивляться той работоспособности, энергии, целеустремленности, с которыми он работал над «Флорой». Казалось, он не знал усталости, не терял ни минуты, всегда что-то обдумывал, читал, загораясь развешивал планы работ на будущее.

С 1957 по 1961 г. вышли из печати три выпуска «Флоры»; в 1961 г., перед самой его смертью, был сдан в печать четвертый выпуск. Значительная работа проделана по обработке семейств, входящих в состав пятого (последнего) выпуска. Создавая «Флору», Л. М. преследовал не только чисто научные цели, но старался облегчить работу студентов, учителей-биологов, краеведов, а также других специалистов, имеющих дело с растениями Красноярского края. В значительной мере он добивался этого благодаря присущей ему краткости и четкости изложения, точности ботанической терминологии, прекрасно составленным ключами.

Долгое время Л. М. мечтал о посещении северных районов края, но то большая занятость, связанная с составлением «Флоры», то административная работа (последние несколько лет он работал заместителем ректора института по научной работе), то значительно пошатнувшееся здоровье, которое он не щадил, мешали осуществлению этой мечты. Наконец, в июле 1961 г. Л. М. отправился в поездку на о. Диксон, из которой больше не вернулся.

В лице Леонида Михайловича наш институт потерял не только талантливого учителя, но и вдумчивого руководителя, большого общественного деятеля. Член КПСС с 1941 г. он многие годы исполнял обязанности декана факультета, работал заместителем ректора по учебной и научной работе.

За отличную организацию и высокое качество подготовки кадров народного образования Л. М. был награжден значком «Отличник народного просвещения» и медалью «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941—1945 гг.».

В 1947 г. он избирался депутатом районного Совета трудящихся и членом райкома КПСС. В 1955 г. был избран депутатом городского Совета депутатов трудящихся.

Выдающийся ученый, замечательный педагог, прекрасный лектор, активный общественник, отзывчивый и справедливый товарищ — таким был наш дорогой Леонид Михайлович. Отдавший все силы воспитанию молодых учителей, Леонид Михайлович навсегда останется жить в делах своих учеников и товарищей.



СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Л. М. ЧЕРЕПНИНА

1945

Весенние школьные экскурсии по ботанике в условиях лесостепной полосы Красноярского края. Канск.

1948

Ранневесенние растения Красноярского края (определитель). Красноярск.

1953

О гибриде прострела желтеющего и прострела Турчанинова. Уч. зап. Красноярск. пед. инст., II : 110—111.

Растительность залежей южной части Красноярского края. Уч. зап. Красноярск. пед. инст., II : 112—120.

1954

Естественные кормовые ресурсы Хакасии и перспективы их использования. В сб. «Природные условия и сельское хозяйство Хакасской автономной области». Изд. АН СССР, Москва.

История исследования растительного покрова южной части Красноярского края. Уч. зап. Красноярск. пед. инст., III, 1 : 3—80.

1955

Н. М. Мартыанов (к 50-летию со дня смерти). Бот. журн., 5 : 758—760.

1956

Заметки о древних реликтах Приенисейских степей. Уч. зап. Красноярск. пед. инст., V : 45—50.

Растительный покров южной части Красноярского края и задачи его изучения. Уч. зап. Красноярск. пед. инст., V : 3—43.

1957

Особенности флоры юга Красноярского края. Уч. зап. Красноярск. пед. инст., X : 3—11.

Флора южной части Красноярского края, I. Красноярск.

1959

Флора южной части Красноярского края. II. Красноярск.

1961

Растительность Красноярского края. В сб. «Природные условия Красноярского края» : 160—187. Изд. АН СССР, Москва.

Флора южной части Красноярского края, III. Красноярск.

М. И. Безлянова, Л. И. Кашина и И. М. Красноборов

Красноярский
педагогический институт.

(Получено 21 VII 1962).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ

УСПЕХИ В ИЗУЧЕНИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ИНДИКАТОРОВ В ЧССР
(РАБОТЫ ЛАДИСЛАВА СЫКОРЫ)

В течение последних десяти лет учение о растительных индикаторах развивается особенно быстрыми темпами. Помимо многочисленных отдельных фитоиндикационных наблюдений в различных районах, появляются тематические и региональные сводки по растительным индикаторам (Элленберг, Крюднер, Виктор, Хоу и др.). Это учение становится одним из важных разделов биологии и географии. Фитоиндикационные исследования, сосредоточенные ранее главным образом в СССР, Германии, США, Франции, в настоящее время распространились по всем странам мира. О крупных успехах фитоиндикационного учения в Чехословакии свидетельствуют работы Ладислава Сыкоры, в первую очередь его монография «Растительность при геологических исследованиях».¹ Как отмечает автор, в настоящее время во всем мире к исследованиям предъявляются все более высокие и, главное, все более сложные требования, которые не может удовлетворить отдельный специалист даже с самой богатой эрудицией. В связи с этим все более очевидной становится необходимость комплексных работ групп специалистов. Это относится, в первую очередь, к использованию растительных индикаторов при геологических исследованиях.

Монография Л. Сыкоры состоит из трех разделов: I — теоретические положения о применении фитоиндикаторов в геологических исследованиях, II — характеристика индикаторов факторов местопроизрастания и III — специальный обзор индикаторов геологических отложений и полезных ископаемых. В построении монографии последовательно и логично раскрывается состав и содержание индикаторов горных пород. В первом разделе в сжатой форме излагаются общие черты фитоиндикационного метода и возможности его применения в геологических исследованиях.

По используемым признакам растительного покрова автор выделяет четыре вида фитоиндикации: 1) физиономическая индикация по эколого-морфологическим признакам и эколого-физиономическим типам растительности; 2) вегетативная индикация по изменениям жизненности и величине роста растений; 3) фитоценотическая индикация на основании изучения определенных растительных сообществ, их частей и их комплексов; 4) флористическая индикация по видам, генерациям, формам.

При косвенной ботанической индикации, наиболее широко используемой в геологической практике, автор исходит из положения об адекватности изменений растительности и среды. При исключении климатических, топографических, биоценологических и антропогенных факторов, т. е. в неизмененных вегетационных условиях изменения растительности означают смены почв и грунтов. В этом случае используется сигнализационная индикация, когда изменения в характере растительности служат «сигналом» смены подстилающих пород. В тех случаях, когда установлено соотношение какой-либо горной породы с определенной растительностью, применяется разграничительная индикация, поскольку площадь распределения индикаторной растительности совпадает с границами соответствующих геологических пород.

Индикация горных пород основана на косвенных индикаторах, поэтому основой специальной геологической индикации является изучение индикаторов экологических условий субстрата. В связи с этим в книге значительный раздел посвящен общей фитоиндикации. В этом разделе рассмотрена экологическая природа и приведены примеры наиболее распространенных фитоиндикаторов. Среди индикаторов карбонатных и силикатных пород приводятся списки наиболее распространенных в Чехословакии облигатных, факультативных и случайных кальцефитов и силицифитов; индикаторы реакции почвы даны с грациями pH=2. Детально представлены индикаторы влажности почв. Гидрофиты, гемпигидатофиты включают топяную растительность почв, длительно затопленных. Гитрофиты — растения болотных и сильно влажных почв, мокрых во время длительного поверхностного намокания. Психрофиты объединяют растения влажных и мокрых луговых и влажных лесных почв. Мезофиты характерны для умеренно влажных и свежих почв. Ксерофиты приурочены к сухим почвам. Псаммофиты являются индикаторами песков, почв исключительно порозных. Индикатором водонесточников служит приключевая растительность почв, пропитанных водой. Галофиты известны как индикаторы засоленных почв и минерализованных вод. Нитрофиты представлены рудеральной растительностью азотистых почв и вод, богатых орга-

¹ L. Sýkora. Rostliny v geologickém výzkumu. Čes. Ak. VED, Sekce geol.-geogr., Praha, 1959.

ническим веществом. Раздел заканчивается дифференцированной характеристикой индикаторов основных генетических типов почв Чехословакии.

Основным разделом является специальная индикация. Индикаторы покровных отложений указывают на такие фациальные разности, как пески, гравий, глинистые пески, песчаные глины, глины. Ряд ассоциаций используется при прослеживании карбонатных глин и мергелей. Растительные группировки различного состава и разной степени сформированности служат индикаторами генетических и стратиграфических особенностей наносов. Характер растительности показывает глубину и степень сформированности почв: мелких (до 30 см), средних (30—80 см) и глубоких (свыше 80 см). Индикаторы голоценовых отложений используются при изучении аллювия, торфяников и оползневых склонов.

Много ценных индикационных данных, как зарубежных, так и в особенности местных, приводится при описании индикаторов горных пород. Описание литоиндикаторов идет с такой последовательностью и детальностью, с которой это не было сделано ни одним исследователем в других странах. Индикаторами ультраосновных пород служат растения, характерные для доломитов, опок и т. п. Наиболее детально рассматривается растительность следующих пород: серпентинитов, амфиболитов, габбро, габбродиоритов, мелафиров, базальтов, диабазов, диоритов и др. Приводятся индикаторы нейтральных горных пород: порфиров, порфиринов, сиенитов, гранодиоритов, аспидных сланцев и др. Характерная растительность описана на кислых породах: гранитах, гнейсах, кремнистых песчаниках, конгломератах и т. п.

Логическим завершением раздела служат индикаторы полезных ископаемых. Автор обобщает опыт использования геоботанического метода для поисков строительных материалов (песка, гравия, ломового камня), соли, графита, угля, месторождений руд (никеля, хрома, олова, меди, цинка и других металлов). Биогеохимические методы описываются на основании практики их использования в СССР и США. Приводятся руководящие виды растений для определения различных обогащений химическими элементами Al, Ti, Mn, Fe, Co, Ni, Cu, Zn, Sn, Pb, U.

Описанные выше разделы дополняются некоторыми особыми направлениями применения растительных индикаторов в геологии. Индикаторами тектонических нарушений являются резкие и прямолинейные смены растительности, связанные с изменениями субстрата и увлажнения на контактирующих блоках породы. Индикатором фациальной изменчивости и частого чередования пластов является полосчатое распределение растительности. Большое значение при индикационных исследованиях имеет аэрофотоъемка, которая позволяет на аэроснимках по признакам растительности дешифрировать геологическое строение.

В конце книги дан табличный обзор 80 индикаторов по группам — сильные, слабые и весьма слабые (случайные) индикаторы следующих факторов: реакции почв (две градации), влажности почв и глубины грунтовых вод (6 градаций), грунтов (6 градаций), горных пород (4 градации). Книга богато иллюстрирована фотографиями и рисунками растений-индикаторов, служит руководством для геоботаников, проводящих индикационные исследования, и понятна для геологов, заинтересовавшихся геоботаническими наблюдениями.

Дальнейшим развитием индикационных исследований явилась работа Л. Сыкоры «Фитоиндикация оползневых почв в ЧССР».¹ В начале работы приводится комплексное описание (местоположение, состав пород, рельеф, гидрогеологические условия и, особенно подробно, растительность двадцати оползневых участков). На основании изучения растительности оползней он дает подробную таблицу встречаемости видов (включающую 107 названий) на оползневых местопроизрастаниях. Эти виды по своим экологическим требованиям соответствуют таким условиям местопроизрастания, которые приводят при определенных обстоятельствах (уклон, глинистые грунты, пропитка ключевой водой) к подвижкам грунтов на склонах.

Характерным индикатором участков, угрожаемых в отношении оползней, по наблюдениям Л. Сыкоры является ассоциация «оползневого луга»: *Ononiteto-Brachypodietum tussilageto-equisetorum* (O.—B. dejectum). Еще более тесно связана с оползневыми склонами ассоциация «оползневого леса»: *Querceto-Carpinetum alneto-equisetorum* (Q.—C. dejectum).

Среди флористических индикаторов Л. Сыкора выделяет три группы: 1) абсолютно надежные (кардинальные) индикаторы (*Equisetum maximum*), не встречающиеся вне оползневых тел; 2) сопровождающие, обусловленные (постоянные) индикаторы (*Equisetum arvense*, *Tussilago farfara*), которые свое индикаторное значение приобретают лишь при наличии обуславливающих видов ближайшей группы индикаторов, и 3) обуславливающие (чередующиеся) виды (*Ononis spinosa*, *Brachypodium pinnatum*, *Carex flacca* — они указывают на почвенно-грунтовые условия потенциально-оползнеопасных склонов).

Индикаторы оползания являются не прямыми указателями механической подвижки грунта на склонах, а косвенными показателями эдафических условий, которые при определенных обстоятельствах могут приводить к оползанию поверхностных слоев почвы. Так, например, *Equisetum maximum* полностью соответствует условиям местонахождения оползней: он приурочен к тяжелым, карбонатным, богатым коллоидными

¹ L. S ý k o r a. Fytoindikace sesuených uzemí v ČSSR. Rozprawy Čes. Ak. Véd., Řada mat. a přírod. věd., Ročník 71, Sečít 10, 1961.

кислотами грунтам с подвижной грунтовой водой, находящейся вблизи поверхности (ключевой, фильтрационной, поливной), причем он хорошо переносит недостаток кислорода в глинистой почве, а подвижки грунта идут ему на пользу, ибо корневища, переносимые в процессе перемещения грунта, легко возрождаются в виде крупных растений.

Помимо флористических индикаторов, Л. Сыкора приводит физиономические признаки оползней. К таким индикаторам, в первую очередь, относятся ориентированные искривления прикорневых частей деревьев вниз по склону и особенности расположения травянистой растительности.

В заключение даются рекомендации по фитомелиорации оползающих почв. Растительность используется для механического закрепления оползней и мелиорации путем улучшения водного режима почв оползневых склонов. Дается набор пород и трав для культуры на склонах.

Обзор этих работ указывает на высокий научный уровень индикационных исследований в ЧССР. Опыт этих исследований может быть с успехом использован в Советском Союзе при работах в аналогичных климатических и геологических условиях, при проведении геологических, инженерно-геологических и гидрогеологических индикационных изысканий в Предкавказье, на Западной Украине, Среднерусской возвышенности, на Южном Урале и во многих других районах.

Лаборатория аэрометодов,
г. Ленинград.

Б. В. Виноградов
(Получено 6 VIII 1962).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

НОВАЯ СЕКЦИЯ — ЛЕСОВЕДЕНИЯ И ДЕНДРОЛОГИИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

В настоящее время, как отмечается в Программе КПСС, все большее значение в развитии науки и внедрении ее достижений в народное хозяйство должны играть общественные организации.

Всесоюзное ботаническое общество в сентябре 1961 г. решило организовать Секцию лесоведения и дендрологии, задачей которой являлось бы всестороннее содействие развитию лесоведения (лесной биогеоценологии), дендрологии и лесного хозяйства. Для решения этой задачи необходимо объединить всех лиц, работающих в научно-исследовательских институтах, проектных и производственных организациях и высших учебных заведениях (в первую очередь Ленинграда), занимающихся изучением леса.

Необходимость создания такой секции в составе Всесоюзного ботанического общества обусловлена также тем, что перестало работать Ленинградское лесное общество, объединявшее прежде работников леса как Ленинграда, так и многих инородных. В то же время в Ленинграде находится целый ряд крупнейших научных, проектных и учебных организаций, занимающихся изучением леса: Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства (ЛенНИИЛХ), Леспроект, Ленинградская лесотехническая академия им. С. М. Кирова (ЛТА), Всесоюзный заочный лесотехнический институт и др.

На научных заседаниях, коллоквиумах, симпозиумах, научных экскурсиях Секции предполагается обсуждение следующих вопросов: 1) задачи, стоящие перед лесной наукой и лесным хозяйством; 2) систематика, география, биология, физиология, экология, селекция и интродукция древесных пород; 3) взаимовлияние среды и леса (экология леса); 4) развитие лесных сообществ, взаимоотношения и смены древесных пород; 5) типология и география леса; 6) биологические основы лесного хозяйства; 7) инвентаризация и картография леса.

Очень важным разделом работы Секции является также взаимная информация, обмен опытом, обсуждение методов исследования и увязка исследований, проводящихся различными научными и производственными учреждениями и высшими учебными заведениями.

На первом организационном заседании Секции 12 XII 1961 присутствовало более 60 человек. Было избрано бюро Секции в количестве 8 человек: председатель — А. А. Корчагин (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР [БИН]), заместитель председателя — С. Я. Соколов (БИН), члены бюро — С. В. Белов (ЛенНИИЛХ), В. Г. Карпов (Лаборатория лесоведения АН СССР), Н. Л. Коссович (ЛТА), Л. И. Крестьянин (Леспроект), Н. И. Рубцов (ЛТА), секретарь — Ю. Н. Нешатаев (Ленинградский государственный университет [ЛГУ]). Почетным председателем Секции единодушно выбран акад. В. Н. Сукачев.

А. А. Корчагин осветил историю научных лесных обществ и историю издания периодических лесных журналов в нашей стране. Затем он наметил основные задачи, стоящие перед Секцией лесоведения и дендрологии в целях содействия развитию лесного хозяйства Советского Союза.

На этом же заседании с большим интересом был заслушан доклад С. Я. Соколова «Предварительные итоги изучения деревьев и кустарников дикой флоры СССР». Докладчик очень наглядно показал ту огромную работу, которая была проделана группой ботаников (под его руководством) по инвентаризации дикорастущих деревьев и кустарников СССР. Соколов сделал ряд ценных обобщений и выводов, касающихся ареалов деревьев и кустарников, их типологии, происхождения и возможности интродукции. Районирование дикорастущих деревьев и кустарников произведено им на основе изучения современных границ видов, что имеет большое педагогическое, познавательное и практическое значение.

В прениях по докладу С. Я. Соколова выступали многие участники заседания. Все они говорили о большой ценности работы в научном и практическом отношении. Подобная работа, как указал Е. М. Лавренко, необходима для разработки географической классификации ареалов видов. Г. Э. Шульц отметил необходимость этих исследований для многих разделов ботаники (география растений, история растительности и т. п.), а также то, что они дают большой материал для познания эволюции жизненных форм. Ценное сообщение Соколова, как подчеркнул О. В. Заленский, выводит из тупика запущенный раздел исследований — составление ареалов и позво-

ляет лучше осветить флору деревьев и кустарников в историческом аспекте. А. А. К о р ч а г и н отметил ценность применявшегося С. Я. Соколовым метода составления ареалов древесных и кустарниковых пород.

Второе заседание Секции состоялось 15 XII 1961. Был заслушан доклад сотрудника лаборатории лесоведения АН СССР А. А. Молчанова «Основные задачи и направления исследовательской работы в области лесного хозяйства». Им был затронут целый ряд вопросов лесоведения и лесного хозяйства (отбор элитных деревьев для сбора семенного материала, взаимодействие древесных пород посредством корневых выделений, влияние радиоактивности на формообразование у древесных пород, влияние газов и пыли на рост древесных пород, использование метода меченых атомов при изучении минерального питания древесных пород, фотосинтез древостоев и его учет по способу измерения запасов органической массы, разработка научных основ регулирования состава древесных пород, типы рубок леса в горных условиях, изучение естественного возобновления в различных типах леса и др.). Наибольшее внимание докладчик обратил на вопросы водного режима насаждений, методы его изучения, на распределение лесов по бассейну водосбора, на изучение грунтового и поверхностного стока под насаждениями.

Доклад А. А. Молчанова очень активно обсуждался участниками заседания. Многие выступавшие (С. В. Б е л о в, Д. А. К о м и с с а р о в, А. А. К о р ч а г и н и др.) отметили ту большую работу, которую проводит Лаборатория лесоведения по организации комплексных биогеоценотических исследований лесов. С. Я. С о к о л о в ы м, в связи с сообщением Молчанова, были сделаны критические замечания. В частности, он обратил внимание на то, что ряд достижений науки еще очень слабо используется в современном лесном хозяйстве, что необходима организация специализированных и комплексных хозяйств, а не только использование леса для получения древесины.

На третьем заседании Секции 23 I 1962 было заслушано сообщение сотрудника Сибирского отделения АН СССР Л. В. Попова «Типология и лесорастительные районы Иркутской области». Им были затронуты вопросы районирования Восточной Сибири, в частности выделение там южнотаежной подзоны. При типологических построениях автор обращает много внимания на динамический подход к лесным сообществам (в смысле Б. А. Ивашкевича и Б. П. Колесникова), особо останавливаясь на возрастной структуре древостоев.

В критическом обсуждении доклада Попова приняли участие: В. Г. К а р п о в, указавший на необходимость большого количества фактического материала для создания динамической типологии, Л. И. К р е с т ь я ш и н, отметивший ценность проведенной работы для лесоустроителей Восточной Сибири, А. А. К о р ч а г и н и др.

16 II, на очередном четвертом заседании Секции большой интерес вызвал доклад В. Я. Колданова (Лаборатория лесоведения АН СССР) «Настоящее и будущее лесов III группы». Докладчиком, на основании фактических данных, с большой убедительностью было показано современное состояние основных лесных массивов Советского Союза, в которых сейчас проводятся интенсивные лесозаготовки. Колданов обратил внимание на то, что применение современной лесозаготовительной техники ухудшает условия естественного возобновления лесов, что приводит к смене пород на огромных пространствах нашей страны. В этом отношении ни один из распространенных способов рубки лесов в настоящее время нельзя признать удовлетворительным. Он отметил, что общей причиной смены ценных пород малоценными насаждениями является диспропорция между высоким техническим уровнем лесной промышленности и низким техническим оснащением лесного хозяйства. Колданов отметил также, что введенное в 1943 г. деление лесов на три группы в свое время сыграло положительную роль в лесном хозяйстве, но в настоящее время оно требует коренного пересмотра, так как самый принцип выделения лесов III группы, занимающей большую часть площади всех лесов СССР, предопределяет их весьма сильное уничтожение при современном уровне лесного хозяйства. Докладчик на конкретном материале показал, что при существующих в настоящее время темпах заготовки леса к концу XX в. остался бы лишь незначительный процент от первоначального запаса лесов III группы. Отсюда вытекает необходимость перехода к расширенному воспроизводству леса, к повышению ставок лесных такс и уровня лесохозяйственной техники. Было замечено, что в настоящее время недостаточно обращают внимание на меры содействия лесовозобновлению и что необходимо создавать постоянные лесные хозяйства, а не кочующие предприятия.

Обсуждение доклада В. Я. Колданова было очень оживленным. Отмечалось, что необходимо обратить внимание общественности и лесных учреждений на противоречивость интересов лесной промышленности и лесного хозяйства, на необходимость изменения отношения к лесу, на обязательность всемерного содействия естественному возобновлению лесов и расширению лесных культур на месте современных вырубок и лесных пустырей (Н. Н. Д е к а т о в, Д. А. К о м и с с а р о в, С. Я. С о к о л о в, Ф. И. Т е р е х о в, А. А. К о р ч а г и н и др.). Высказывались также пожелания о проведении в ближайшее время конференции, посвященной современному состоянию лесов, и дискуссии по этому вопросу.

На пятом заседании Секции 27 II был заслушан доклад С. В. Белова (ЛенНИИЛХ) «Основные направления научно-исследовательской работы Ленинградского научно-исследовательского института лесного хозяйства» (разработка путей и способов мелио-

рации заболоченных лесных земель с целью увеличения прироста древесины, разработка технологии вырубок с учетом максимального сохранения подроста, борьба с малоценными породами с помощью арборицидов и ядовитых аэрозолей, технология корчевки на лесосеках, изучение методов защиты леса от вредителей и болезней, вопросы механизации лесохозяйственных работ, разработка методов борьбы с пожарами и т. д.).

В процессе обсуждения многие выступавшие отмечали большую роль ЛенНИИЛХа в разработке важнейших проблем лесного хозяйства (В. Г. Карпов, А. А. Корчагин, Н. И. Рубцов). Особенно отмечалась заслуга этого института в разработке вопросов механизации трудоемких лесохозяйственных работ (В. Г. Карпов). Наряду с этим высказывались пожелания об усилении типологического подхода к лесу и об интенсификации работ по биологии леса, физиологии древесных пород, почвоведению и т. п. С. Я. Соколов отметил еще недостаточное внимание со стороны сотрудников института к селекции древесных пород, которая обещает дать многое для лесного хозяйства. Высказано было пожелание о большей публикации трудов института.

9 III состоялось шестое заседание Секции, на котором И. Е. Флоринский сделал сообщение об итогах работ Северо-западного лесохозяйственного предприятия (Леспроект) за 15 лет, их перспективах и значении для народного хозяйства. Докладчик очень хорошо показал огромный размах работ, которые проводились и проводятся Леспроектом в различных районах нашей страны. С 1947 г. проведено лесохозяйство в доголе мало обследованных лесах Западной и Восточной Сибири, в лесах Урала, Приморского края, Коми АССР, Средней Азии и во многих других местах Советского Союза, а также во многих колхозных лесах, в опытных лесхозах и заповедниках. При этом широко используются и совершенствуются методы аэротаксации, аэрофото-съемки, дешифрирования снимков и уточняются методы наземных лесохозяйственных работ. Кроме обычных лесохозяйственных работ проводились специальные исследования лесов (лесопатологическое обследование, инвентаризация кедровых лесов Иркутской области, составление генеральных планов развития лесного хозяйства Пермской, Кировской, Курганской и других областей, инвентаризация городских парков, составление генеральных схем противопожарных мероприятий, проектирование комплексных планов ведения лесного хозяйства и пр.).

При обсуждении доклада Флоринского была отмечена огромная ценность проводимых работ не только для практики лесного хозяйства, но и для изучения географии растительного покрова, так как работниками Леспроекта собран колоссальный материал по лесам Советского Союза (описание лесов, карты лесных массивов и т. п.). Многие выступавшие (А. А. Корчагин, В. Г. Карпов, С. Я. Соколов и др.) отмечали, что Ленинградское отделение Леспроекта занимает ведущее положение по объему изыскательских работ и что необходимы более тесная увязка лесохозяйственных работ с разработкой вопросов лесной типологии и расширения контактов лесохозяйственников с геоботаниками-лесотипологами. Было высказано пожелание о создании лесотипологических групп в составе лесохозяйственных партий Леспроекта, а также об организации членами Секции лесоведения и дендрологии цикла лекций по лесной типологии для работников Леспроекта. Почти все выступавшие в прениях отмечали малую доступность для научных работников других учреждений ценнейших картографических материалов в силу того, что они очень слабо публикуются. Высказывались пожелания о большем сотрудничестве между Леспроектом и Ботаническим институтом АН СССР.

На седьмом заседании Секции 6 IV 1962 был заслушан доклад проф. М. В. Колпикова (ЛТА) «Комплексные исследования кафедр Лесохозяйственного факультета Ленинградской лесотехнической академии». Эти работы, в которых принимали участие восемь кафедр, имели целью разработку способов сокращения сроков выращивания насаждений хозяйственно ценных древесных пород. При этом изучались взаимоотношения древесных пород, характер смещения их, но особое внимание было уделено разработке механизированных постепенных двухприемных рубок леса, в результате которых с одного гектара лесной площади можно получить в $1\frac{1}{2}$ раза больше древесины, чем при сплошных лесосечных рубках. Кроме того, сохраняются водоохранные и защитные свойства леса, лучше сохраняется подрост. Для всестороннего обоснования этих рубок кафедрами академии проводились микроклиматические исследования, изучение фотосинтеза, корневых систем деревьев и мелиоративных мероприятий. Изучалось также использование современной лесопромышленной техники и эффективность ее применения, так как до настоящего времени слабым местом постепенных и группово-выборочных рубок в наших лесах являлись малая степень механизации лесозаготовительных работ и высокая их стоимость. Выступавшие в прениях И. Е. Докудовский, Ю. Н. Нешатаев, А. И. Бурсова, С. Я. Соколов, Л. И. Крестьянин и др. отмечали своевременность поставленных задач и необходимость усиления ряда сторон этой работы (больше изучение биологических и типологических вопросов, улучшение экономических расчетов и увеличение экономической эффективности этих работ).

Кроме семи секционных заседаний Секция лесоведения и дендрологии провела еще три заседания совместно с другими секциями Ботанического общества.

Совместно с Секцией анатомии и морфологии растений 20 II 1962 был заслушан доклад А. Е. Васильева (ЛТА) на тему «Морфологические и анатомические особенности химерных тополеЙ».

Доклад А. Я. Орлова (Лаборатория лесоведения АН СССР) «Жизнедеятельность корневых систем деревьев в лесах южной тайги в связи с режимом почвенно-грунтовых факторов» (16 II 1962) и доклад В. П. Смирнова (Лаборатория лесоведения АН СССР) «Динамика прироста некоторых древесных пород в течение периода вегетации» (17 IV 1962) были сделаны на совместных заседаниях со Стационарной комиссией ВБО.

В работе Секции, кроме членов Всесоюзного ботанического общества, принимали участие сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Лаборатории лесоведения АН СССР, Ленинградского университета, Ленинградской лесотехнической академии, Всесоюзного заочного лесотехнического института, Ленинградского научно-исследовательского института лесного хозяйства, Всесоюзного треста Леспроект, Лаборатории аэрометодов АН СССР, Сахалинского института лесного хозяйства, Гипролестранса, Всесоюзного института растениеводства, Гипроводхоза, Ленинградского территориального курортного управления и др.

На заседаниях присутствовало большое количество специалистов (от 18 до 60 человек). Все заслушанные доклады активно обсуждались участниками заседаний; в процессе обсуждений обычно давалась оценка проделанной работе и высказывались пожелания по совершенствованию методов исследований.

Таким образом, задачи, намеченные при организации Секции лесоведения и дендрологии, успешно решались на протяжении ее работы за отчетный период.

Перед Секцией лесоведения и дендрологии стоят дальнейшие задачи по расширению и укреплению связи с организациями и высшими учебными заведениями, занимающимися изучением леса как в Ленинграде, так и вне его, и постановка и обсуждение докладов по основным принципиальным вопросам лесной науки и лесного хозяйства, имеющим в настоящее время наибольшее значение.

Ленинградский
государственный университет.

Ю. Н. Нешатаев.
(Получено 13 VIII 1962).

JANUARY 1963

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

	Page
ORIGINAL ARTICLES	
A. V. Belov. A contribution to the geography of the dark-conifer taiga in the area between the rivers Lena and Angara. (2 textfigures)	3
S. A. Gucevich. Distribution of alien fungi associated with the introduction of higher plants	16
I. K. Kirshin. On the vegetative proliferation of inflorescences in perennial <i>Gramineae</i> . (5 textfigures)	35
L. N. Novichkova-Ivanova. Succession of synusia of the soil algae of Franz Josef Land. (2 textfigures)	42
I. P. Ignatiyeva. Morphogenesis in <i>Coreopsis grandiflora</i> Nutt. (9 textfigures)	54
CONTRIBUTIONS TO THE NATIONAL ECONOMY OF THE U. S. S. R. . .	
M. I. Priakhin. The prospects of communicating a subtropical aspect to the southern regions of the Middle Asia	65
D. V. Ghrighidov. The causes of infestation of <i>Quercus suber</i> L. by <i>Phytophthora cinnamomi</i> Rands. (3 textfigures)	72
METHODS OF BOTANICAL RESEARCH	
F. I. Akakiyev. On the field methods of estimating the dynamics of the annual increment of trees. (1 textfigure). (78)	75
REPORTS	
V. A. Guliayev. Comparative embryology of <i>Cucurbitaceae</i> and its significance for the taxonomy of this family. (3 textfigures). (80). — S. S. Ikonnikov. A high-mountain genus growing close to the snow-line. (1 textfigure). (85). — I. N. Olova. Abnormalities in the embryonic development as the cause of the partial sterility of the apple tree (<i>Malus</i>). (2 plates). (87). — M. V. Oshurkova. The first find of the megaspores of <i>Stauropteris burntislandica</i> P. Bertr. in the carboniferous deposits of the Soviet Union. (1 plate). (93). — U. N. Neshatayev. <i>Abies sibirica</i> Ldb. at the western boundary of its distribution area. (1 textfigure). (96). — T. A. Meteljkova. A three-cotyledon variety of <i>Phaseolus vulgaris</i> L. (2 textfigures). (99). — A. E. Matzenko. A case of an anomaly in the structure of the flower in <i>Aconitum lasiostomum</i> Rchb. (1 plate). (100). — V. I. Andrukovich. Some anomalies in the reproductive organs of sainfoin (<i>Onobrychis</i> spp.). (7 textfigures). (102). — Z. A. Novoruzova. The structure of xylem in some species of <i>Astragalus</i> as related to their ecology. (108). — B. N. Golovkin and G. N. Andreyev. Repeated flowering of introduced plants. (7 textfigures). (113). — G. Shamsiyev. The effect of daylength on the development of different forms of <i>Chenopodium album</i> L. (3 textfigures). (118). — V. A. Gavriluk. The rhythm of development of plants in the eastern part of Chukotsk Peninsula. (3 textfigures). (123). — G. V. Poletayeva, V. N. Greshnova and O. B. Nataljyina. <i>Oidium</i> sp. infesting broom-rape (<i>Orobancha aegyptiaca</i> Pers.). (126). — E. P. Matveyeva and L. A. Znamenskaya. Chemical composition of some plants of maritime meadows. (127). — P. A. Obukh. An outline of the algoflora of the Pruth river. (128). — N. N. Alfimov. Studies in the biochemistry of some macrophytes of the Black Sea. (132).	80

REVIEWS	141
B. T. Matiyenko. <i>A. A. Yatzenko-Khmelevsky.</i> Concise text-book of Plant Anatomy, 1961. (141).	
OBITUARIES	144
M. I. Beglianova, L. I. Kashina and I. M. Krassnoborov. To the memory of Leonid Mikhailovich Cherepnin (1906—1961). (1 portrait). (144).	
SCIENCE ABROAD	147
B. V. Vinogradov. Advances in the study of indicator plants in C. S. R. (the works of Ladislav Sycora). (147).	
AT THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.	150
U. N. Neshatayev. A new section of the Botanical Society of the U. S. S. R. (150).	

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

А. В. Белов. К географии темнохвойной тайги Ангара-Ленского междуречья. (С 2 рис.)	3
С. А. Гущевич. Распространение иноземных грибов в связи с интродукцией высших растений	16
И. К. Кишин. О вегетативной пролификации соцветий у многолетних злаков. (С 5 рис.)	35
Л. Н. Новичкова-Иванова. Смены синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа. (С 2 рис.)	42
И. П. Игнатъева. Морфогенез <i>Coreopsis grandiflora</i> Nutt. (С 9 рис.)	54

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

М. И. Прякин. Перспективы создания субтропического облика южных районов Средней Азии	65
Д. Я. Гиргидов. Причины заболевания пробкового дуба черпильной болезнью. (С 3 рис.)	72

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 78

Ф. И. Акакиев. К полевой методике определения динамики годичного прироста деревьев. (С 1 рис.). (78).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ 80

В. А. Гуляев. Сравнительная эмбриология *Cucurbitaceae* и ее значение для систематики семейства. (С 3 рис.). (80). — С. С. Иконников. Об одном «приснежном» роде флоры высокогорий. (С 1 рис.). (85). — И. Н. Орлова. Аномалии в эмбриональном развитии как причина частичной стерильности яблони. (С 2 табл. рис.). (87). — М. В. Ошуркова. Первая находка мегаспор *Stauropteris burntislandica* P. Bertr. в каменноугольных отложениях Советского Союза. (С 1 табл. рис.). (93). — Ю. Н. Нешатаев. Пихта сибирская на западной границе своего ареала. (С 1 рис.). (96). — Т. А. Метелькова. Трехсемядольная фасоль (*Phaseolus vulgaris* L.). (С 2 рис.). (99). — А. Е. Маценко. Случай аномалии в строении цветка *Aconitum lasiostomum* Rehb.). (С 1 табл. рис.). (100). — В. И. Андрукович. Некоторые аномалии генеративных органов эспарцета. (С 7 рис.). (102). — З. А. Новрузова. Строение древесины некоторых видов астрагалов в связи с их экологией. (108). — Б. Н. Головкин и Г. Н. Андреев. Повторное цветение интродуцированных растений. (С 7 рис.). (113). — Г. Шамсиев. Влияние длины дня на развитие различных форм мари белой. (С 3 рис.). (118). — В. А. Гаврилюк. Ритм развития растений на востоке Чукотки. (С 3 рис.). (123). — Г. В. Полетаева, В. Н. Грешнова и О. Б. Натальина. Мучнистая роса на заразихе. (126). — Е. П. Матвеева и Л. А. Знаменская. Химический состав некоторых растений приморских лугов. (127). — П. А. Обух. Очерк флоры водорослей р. Прут. (128). — Н. Н. Алфимов. Материалы к биохимии некоторых макрофитов Черного моря. (132). — У. А. Петроченко. Влияние некоторых органических кислот на прорастание пыльцы и рост пыльцевых трубок. (135).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 141

Б. Т. Матценко. А. А. Яценко-Хмельевский. Краткий курс анатомии растений. 1961. (141).

ПОТФРИ НАУКИ 144

М. И. Беглянова, Л. И. Кашина и И. М. Красноборов. Памяти Леонида Михайловича Черепнина. (С 1 портретом). (144).

НАУКА ЗА РУБЕЖОМ 147

Б. В. Виноградов. Успехи в изучении растительных индикаторов в ЧССР. (Работы Ладислава Сыкоры). (147).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 150

Ю. Н. Нешатаев. Новая секция — лесоведения и дендрологии ВГО. (150).